

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE CLERMONT-FERRAND

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean GRAIN

PREMIÈRE THÈSE

Étude cytologique de quelques Ciliés Holotriches endocommensaux
des Ruminants et des Equidés

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 23 Avril 1966, devant la commission d'Examen :

MM. H. LUTZ

Président

P. DE PUYTORAC

L. JOYON

Examineurs

sous la Présidence d'Honneur de M. E. FAURE-FREMIET, Membre de l'Institut

ÉTUDE CYTOLOGIQUE
DE QUELQUES CILIÉS HOLOTRICHES
ENDOCOMMENS AUX
DES RUMINANTS ET DES ÉQUIDÉS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546606_0029

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE CLERMONT-FERRAND

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean GRAIN

PREMIÈRE THÈSE

Étude cytologique de quelques Ciliés Holotriches endocommensaux
des Ruminants et des Equidés

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 23 Avril 1966, devant la commission d'Examen :

MM. H. LUTZ

Président

P. DE PUYTORAC

L. JOYON

Examineurs

sous la Présidence d'Honneur de M. E. FAURE-FREMIET, Membre de l'Institut

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

1966

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CLERMONT-FERRAND

DOYEN : M. ROQUES Maurice
1^{er} Assesseur : M. SAUREL Jean
2^{me} Assesseur : M. RAOULT Gaston

PROFESSEURS :

MM. DUBOIS Emmanuel	Physique.	T
RAMBAUD René	Chimie	T
BLANC Eugène	Mécanique Rationnelle.	T
ROQUES Maurice	Géologie - Minéralogie.	T
LAPADU-HARGUES Pierre	Minéralogie.	T
TRUFFAULT Robert	Chimie Organique.	T
LUTZ Hubert	Biologie Animale.	T
RAOULT Gaston	Physique.	T
CHAMPAGNAT Paul	Physiologie Végétale.	T
DUPLESSIS-KERGOMARD Alain	Chimie.	T TP
AVAN Louis	Physique Expérimentale.	T
PARIAUD Jean-Charles	Chimie Physique.	T
M ^{me} HENNEQUIN Françoise	Mathématiques.	T
M ^{lle} BERTHET Ginette	Physique.	T TP
MM. LOISEAU Jean	Botanique Pure et Appliquée.	T
COMBE René	Physique.	T TP
de PUYTORAC	Biologie - Zoologie.	T
M ^{me} AVAN Madeleine	Physique.	T TP
M ^{lle} DONDON Marie-Louise	Chimie Physique.	T TP
MM. DELOST Paul	Physiologie Animale.	T TP
SAUREL Jean	Physique.	T TP
VIALARD André	Chimie Physique.	T TP
KOLHMULLER Robert	Chimie Minérale.	T

PROFESSEUR ASSOCIE :

M. BALANZAT Manuel	Mathématiques.
--------------------	----------------

PROFESSEURS SANS CHAIRE :

MM. PETERLONGO Jean-Marc	Géologie.
BAILLAUD Lucien	Botanique.
VESSIERE Roger	Chimie.
GUILLAUME Marcel	Mathématiques.
BATHIER Marcel	Physique.
M ^{lle} DUCHER Suzanne	Chimie.
M. HENNEQUIN Paul	Mathématiques.

MAITRES DE CONFERENCES :

MM. MAISONNEUVE Jacques	Géologie Appliquée.
CAPESTAN Michel	Chimie Minérale.
MARTINET Pierre	Chimie.
ROCHE Jean-Etienne	Physique.
THOMAS Jean	Physique.
LENOIR Marcel	Mathématiques.
FALGAS Maurice	Mathématiques.
BERNARD Maurice	Physique.
ISABELLE Didier	Physique.
M ^{me} LE DOUARIN Nicole	Biologie Animale.
MM. COLLEAU Jean	Mathématiques.
JOYON Louis	Zoologie.

MAITRE DE CONFERENCE ASSOCIE :

M. VO-KHAC-KHOAN	Mathématiques.
------------------	----------------

ATTACHEE PRINCIPALE :

M ^{me} CHOPART Marie-Louise

SOMMAIRE

Avant-Propos	9
Introduction	13
A) Historique	13
B) Matériel	14
C) Techniques	14
 Premier chapitre : ETUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOGENETIQUE	17
 LES PROTOZOAIRE CILIES DE LA PANSE DES RUMINANTS	17
A) Historique et classification actuelle	17
B) Le genre <i>ISOTRICHIA</i> : <i>I. intestinalis</i> et <i>I. prostoma</i>	19
I) Organisation générale	19
1°) Cytoplasme (p. 19); 2°) Vacuoles (p. 20); 3°) Réserves (p. 20);	
4°) Appareil digestif (p. 21); 5°) Appareil nucléaire (p. 22); 6°) Système	
fibrillaire (p. 25); 7°) Autres inclusions (p. 27).	
II) Ciliature des individus interphasiques	27
1°) <i>I. intestinalis</i> (p. 27); 2°) <i>I. prostoma</i> (p. 29); 3°) Ciliature de la crête	
aborale (p. 31); 4°) Rapports entre les deux espèces (p. 31).	
III) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division	32
1°) Chez <i>I. intestinalis</i> (p. 32); 2°) Chez <i>I. prostoma</i> (p. 33); 3°) Rapports	
entre les deux espèces (p. 36); 4°) Remarques (p. 36).	
C) Le genre <i>DASYTRICHIA</i> : <i>D. ruminantium</i>	38
I) Organisation générale	39
1°) Cytoplasme (p. 39); 2°) Vacuoles (p. 39); 3°) Réserves (p. 40);	
4°) Appareil digestif (p. 40); 5°) Appareil nucléaire (p. 40); 6°) Système	
fibrillaire (p. 43); 7°) Autres inclusions (p. 44).	
II) Ciliature d'un individu interphasique	44
III) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division	45
IV) Rapports entre <i>DASYTRICHIA</i> et <i>ISOTRICHIA</i>	46

LES PROTOZOAIRE CILIES DE L'INTESTIN DU CHEVAL	52
A) Historique et classification ⁿ actuelle	52
B) Quelques GYMNOSTOMES de l'intestin du Cheval	55
I) <i>Alloiozona trizona</i>	55
1°) Organisation générale	56
a) Cytoplasme (p. 56); b) Vacuoles (p. 56); c) Appareil digestif (p. 57); d) Appareil nucléaire (p. 57); e) Système fibrillaire (p. 59); f) Autres inclusions (p. 60).	
2°) Ciliature de l'individu en interphase	60
3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division ..	61
II) <i>Didesmis quadrata</i>	63
1°) Organisation générale	63
a) Cytoplasme (p. 63); b) Vacuoles (p. 64); c) Appareil digestif (p. 64); d) Appareil nucléaire (p. 64); e) Système fibrillaire (p. 64); f) Autres inclusions (p. 64).	
2°) Ciliature de l'individu en interphase	64
3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division ..	65
III) <i>Polymorpha ampulla</i>	65
1°) Organisation générale	66
a) Cytoplasme (p. 66); b) Vacuoles (p. 68); c) Appareil digestif (p. 68); d) Appareil nucléaire (p. 68); e) Système fibrillaire (p. 68); f) Autres inclusions (p. 68).	
2°) Ciliature d'un individu en interphase	68
3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division ..	69
IV) Rapports entre <i>Alloiozona trizona</i> , <i>Didesmis quadrata</i> et <i>Polymorpha ampulla</i>	70
C) Quelques TRICHOSTOMES de l'intestin du Cheval	72
I) La famille des PARAISOTRICHIDAE	72
— <i>Paraisotricha colpoidea</i>	72
1°) Organisation générale	72
a) Cytoplasme (p. 72); b) Vacuoles (p. 72); c) Appareil digestif (p. 73); d) Appareil nucléaire (p. 74); e) Système fibrillaire (p. 74); f) Autres inclusions (p. 75).	
2°) Ciliature d'un individu en interphase	75
3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division ..	77
4°) Discussion	79
— <i>Paraisotricha minuta</i>	81
1°) Organisation générale	81
2°) Ciliature d'un individu en interphase	86
3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division ..	87
4°) Discussion	87
— Comparaison entre PARAISOTRICHIDAE et ISOTRICHIDAE	87
II) La famille des BLEPHAROCORYTHIDAE	89
— <i>Blepharocorys uncinata</i>	89

1°) Organisation générale	89
2°) Discussion	90
— <i>Blepharocorys jubata</i>	91
D) Un ENTODINIOMORPHE : <i>Cycloposthium bipalmatum</i>	93
Deuxième chapitre : MICROSCOPIE ELECTRONIQUE	95
CIL. CINETOSOME. FIBRES ANNEXES	95
A) Le cil	95
B) Le cinétosome	95
C) L'arrangement des cils	97
D) Les cinétosomes non ciliés	97
E) La multiplication des cinétosomes	97
F) Les fibres annexées au cinétosome	97
1°) Fibres transverses et fibres postciliaires (p. 97); 2°) Le cinétodesme (p. 99);	
3°) Les némadesmes (p. 100); 4°) Autres fibres en relation avec les cinéto-	
somes (p. 101).	
ECTOPLASME	102
1°) La membrane cellulaire	102
2°) L'épaisseur de l'ectoplasme	102
3°) Constitution de l'ectoplasme des Gymnostomes	102
4°) Constitution de l'ectoplasme des Trichostomes	103
5°) Constitution de l'ectoplasme de <i>Blepharocorys uncinata</i>	103
6°) Constitution de l'ectoplasme de <i>Cycloposthium bipalmatum</i>	103
LA LIMITE ECTO-ENDOPLASMIQUE ET SES DERIVES	104
1°) Constitution de la limite ecto-endoplasmique	104
2°) Rôle des microfibrilles	104
LES VACUOLES	105
1°) Les vacuoles alimentaires	105
2°) Les vacuoles contractiles	105
3°) Les vacuoles à concrétions des Holotriches du Cheval	106
LES RESERVES	106
L'APPAREIL NUCLEAIRE	107
1°) Le macronoyau	107
2°) Le micronoyau	107
AUTRES INCLUSIONS	108
1°) L'appareil de Golgi	108

2°) Le chondriome	108
3°) L'ergastoplasme	108
L'APPAREIL DIGESTIF	108
1°) Le cytoprocte	109
2°) Cytostome et cytopharynx des Gymnostomes	109
3°) Vestibule, cytostome et cytopharynx des Trichostomes	110
a) <i>Isotricha</i> (p. 110); b) <i>Dasytricha</i> (p. 111); c) <i>Paraisotricha colpoidea</i> et <i>P. minuta</i> (p. 111); d) <i>Blepharocorys uncinata</i> (p. 113).	
4°) Appareil digestif de <i>Cycloposthium bipalmatum</i>	114
CONCLUSION	114
Troisième chapitre : CONSIDERATIONS SUR LA PHYLOGENIE DES HOLOTRICHES GYM-	
NOSTOMES ET TRICHOSTOMES ENDOCOMMENSAUX	
A) Les Gymnostomes endocommensaux de l'intestin du Cheval	117
1°) Rapports entre <i>Alloiozona</i> et <i>Didesmis quadrata</i>	117
2°) Rapports entre <i>Polymorpha</i> et <i>Alloiozona</i>	117
3°) Les lignées évolutives dans la famille des BUETSCHLIIDAE	117
4°) La place des BUETSCHLIIDAE dans l'ordre des <i>Gymnostomatida</i>	118
B) Les Trichostomes endocommensaux du tube digestif des Ruminants et des Equidés.	119
I) La famille des ISOTRICHIDAE	119
1°) <i>Isotricha intestinalis</i> et <i>I. prostoma</i>	119
2°) Rapports entre <i>Dasytricha</i> et <i>Isotricha</i>	119
II) La famille des PARAISOTRICHIDAE	121
1°) Les deux espèces du genre <i>Paraisotricha</i>	121
2°) Rapports entre ISOTRICHIDAE et PARAISOTRICHIDAE	121
III) Trichostomes libres et Trichostomes commensaux	122
IV) Gymnostomes et Trichostomes	122
C) La famille des BLEPHAROCORYTHIDAE	123
D) La famille des CYCLOPOSTHIIDAE	123
E) Le système digestif des Ciliés	123
F) Conclusion	125
Bibliographie	125

AVANT-PROPOS

Je ne saurais oublier que c'est à Monsieur le Professeur R. HOVASSE que je dois d'avoir pu commencer une carrière scientifique universitaire. Je tiens à lui en exprimer ma profonde reconnaissance, ainsi que pour les encouragements qu'il m'a prodigués.

Il y a cinq ans, Monsieur le Professeur P. DE PUYTORAC me proposait comme sujet de recherche l'étude des Ciliés commensaux des Ruminants et des Equidés. Constamment, il m'a fait profiter de sa profonde connaissance des Ciliés, et j'ai souvent pu bénéficier de ses conseils éclairés. Qu'il veuille trouver ici l'hommage de ma déferente gratitude.

Je prie Monsieur le Professeur E. FAURÉ-FRÉMIET d'agréer l'expression de ma sincère reconnaissance pour avoir accepté de participer au jury chargé d'examiner ce travail, et de croire à ma profonde admiration pour ses travaux qui, tant dans le domaine de la cytologie que dans celui de la phylogénie, m'ont été d'un grand recours.

J'exprime ma gratitude à Monsieur le Professeur H. LUTZ qui me fait l'honneur de présider ce jury de thèse.

C'est toujours avec plaisir que j'ai reçu de Monsieur L. JOYON des suggestions fructueuses; je suis très heureux qu'il ait accepté de faire partie de la Commission d'Examen, et je l'en remercie vivement.

C'est grâce à l'aide matérielle du Professeur P. RAYNAUD que mon travail a rapidement progressé; je lui fais part de ma respectueuse reconnaissance, ainsi qu'au Docteur DUMONT qui m'a autorisé l'accès aux Abattoirs Municipaux de Clermont-Ferrand.

Je ne peux méconnaître combien les échanges de vues avec mes collègues du Laboratoire m'ont été profitables, et je les en remercie sincèrement.

Je suis également très redevable à Monsieur et Madame GUILLAUME et à Madame ROUDEIX de l'aide technique qu'ils ont su m'apporter avec gentillesse et efficacité.

RÉSUMÉ

Nous avons étudié différents Ciliés Holotriches vivant dans le tube digestif du Bœuf, du Mouton et du Cheval, d'abord en microscopie photonique, puis en microscopie électronique; enfin, nous avons essayé de dégager les grands traits de la phylogénie de ces Infusoires.

La première partie de cet ouvrage est consacrée à l'étude morphologique et morphogénétique. Les Holotriches de la panse des Ruminants (*Isotricha intestinalis*, *I. prostoma* et *Dasytricha ruminantium*) possèdent un vestibule postérieur plus ou moins cilié, et une ligne de sécance antérieure des cinéties somatiques. Les processus de la morphogénèse indiquent que ce sont des Trichostomes typiques, chez lesquels la ligne de rupture des cinéties somatiques lors de la division contourne à l'arrière l'ancien vestibule, qui devient le vestibule du proter. Les Holotriches de l'intestin du Cheval appartiennent à deux ordres différents: Gymnostomes et Trichostomes. Tous les Gymnostomes font partie de la famille des BUETSCHLIIDAE; ils se caractérisent par une réduction plus ou moins prononcée de la ciliature, et par la présence d'une vacuole à concrétions calciques. *Alloiozona trizona* possède 3 zones ciliées somatiques; *Didesmis quadrata* n'en a plus que 2; *Polymorpha ampulla* a une couronne ciliée antérieure et une touffe de cils postérieure. Le cytopharynx est toujours entouré d'une armature fibrillaire. La division est équatoriale et se produit au niveau de la zone ciliée moyenne (permanente chez *Alloiozona*, temporaire chez *Didesmis* et *Polymorpha*). Parmi les Trichostomes de l'intestin du Cheval, nous avons étudié deux espèces de la famille des PARASOTRICHIDAE: *Parasotricha colpoidea* et *P. minuta*. Ces Ciliés possèdent une vacuole apicale à concrétions calciques, et un vestibule ouvert antérieurement sur la face ventrale, cilié seulement sur une face et entouré d'une armature de baguettes fibrillaires transversales. La division est équatoriale. Les BLEPHAROCORYTHIDAE ont une ciliature somatique très réduite et ne possèdent pas de concrétions minérales. Que ce soit chez *Blepharocorys uncinata* (à processus apical développé) ou chez *B. jubata* (sans processus apical), le vestibule, cilié sur une seule face, possède toujours une armature de fibres transversales semi-circulaires.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons effectué l'étude au microscope électronique des différents organites cellulaires. Nous avons particulièrement insisté sur l'ultrastructure des systèmes fibrillaires en liaison avec les cinétosomes. Les fibres transverses et postciliaires constituent les tubules sous-pelliculaires des régions somatiques. Cependant, au niveau de l'appareil digestif, les fibres transverses donnent naissance à des rideaux de tubules qui s'alignent perpendiculairement, soit à la paroi du cytostome et du cytopharynx chez les Gymnostomes, soit à la paroi non ciliée du vestibule et du cytopharynx chez les Trichostomes. Enfin, des némadesmes, issus de la partie profonde du cinétosome, forment une armature pharyngienne longitudinale. Le cinétodesme peut également participer à l'armature vestibulaire chez *Dasytricha* et chez les PARASOTRICHIDAE, en formant des baguettes transversales semi-circulaires. Chez les BLEPHAROCORYTHIDAE, les fibres transversales semi-circulaires entourant le vestibule sont microfibrillaires et réticulées. Nous avons étudié, à titre de comparaison, l'ultrastructure de l'Entodiniomorphe *Cycloposthium bipalmatum*, et essentiellement la constitution de son appareil digestif. Nous y avons retrouvé des structures identiques à celles des Gymnostomes et des Trichostomes.

Dans la troisième partie, un essai de reconstitution phylogénique nous a amené à considérer successivement l'évolution dans la famille des BUETSCHLIIDAE, où les formes primitives seraient entièrement ciliées, puis dans la famille des ISOTRICHIDAE, où les deux genres *Isotricha* et *Dasytricha* se seraient séparés très tôt l'un de l'autre, et enfin dans la famille des PARASOTRICHIDAE, où la réduction de la taille et de la ciliature somatique serait la marque de l'évolution. Nous avons comparé l'organisation des appareils digestifs des Gymnostomes et des Trichostomes, et essayé de trouver une relation entre le cytopharynx des Gymnostomes et la partie non ciliée du vestibule des Trichostomes.

SUMMARY

Some Holotrichous Ciliates, living in the digestive tract of cow, sheep and horse, have been examined with the light microscope and with the electron microscope; at last, we have tried to give principal lines of the phylogeny of these Ciliates.

The first part of this work is a morphologic and morphogenetic study. The rumen Holotrichous (*Isotricha intestinalis*, *I. prostoma* and *Dasytricha ruminantium*) possess a more or less ciliated posterior vestibulum, and an anterior line of suture of somatic kineties. The processus of morphogenesis show that they are typical *Trichostomatida*, where, during the fission, the breaking line of the somatic kineties bends towards the back of the body, and surrounds the former vestibulum which becomes the vestibulum of the proter. The Holotrichous of the large intestine of the horse belong to two orders: *Gymnostomatida* and *Trichostomatida*. All the *Gymnostomatida* are BUETSCHLIIDAE; their ciliature is more or less reduced, and they possess a «konkrementenvacuole». *Alloiozona trizona* has three somatic ciliated areas, *Didesmis quadrata* only two, and *Polymorpha ampulla* only one and a few posterior cilia. A pharyngeal fibrillar armature surrounds the cytopharynx. The equatorial fission is localized in a median ciliate ring (permanent in *Alloiozona*, temporary in *Didesmis* and *Polymorpha*). Among the *Trichostomatida* of the horse, two species of PARAISOTRICHIDAE (*Paraisotricha colpoidea* and *P. minuta*) have been examined. They possess an apical concretion-vacuole and their vestibular opening is situated on the antero-ventral face. The vestibulum is ciliated only on one face and it is surrounded by transversal fibrillar rods. BLEPHAROCORYTHIDAE have a very reduced somatic ciliature, and not any mineral concretion. The vestibulum of *Blepharocory uncinata* (with an apical process) and of *B. jubata* (without anterior process) bears cilia only on the dorsal face, and is surrounded by transversal semi-circular fibrils.

In the second part of this work, all the cellular organites have been studied with the electron microscope, and principally the ultrastructure of fibrillar systems in relation with kinetosomes. The somatic subpellicular tubules are transverse and postciliary fibrils; however, in the digestive apparatus, transverse fibrils give ribbons of tubules which are always perpendicular to the cytostomial and cytopharyngeal walls in *Gymnostomatida*, to the naked walls of vestibulum and cytopharynx in *Trichostomatida*. Proceeding from the proximal part of kinetosomes, nemadesms constitute a longitudinal pharyngeal armature. Kinetodesma can be included into the vestibular armature in *Dasytricha* and *Paraisotricha*, where they form transverse semi-circular rods. Reticulated transversal fibrils are seen around the vestibulum of *Blepharocorys*. *Cycloposthium bipalmatum* has been studied for comparison; we have found here some structures, similar to those of *Gymnostomatida* and *Trichostomatida*, specially in the digestive apparatus.

In the third part, we have successively tried to build phylogeny of BUETSCHLIIDAE (the primitive forms of which are completely ciliated), of ISOTRICHIDAE (where the two genus *Isotricha* and *Dasytricha* are soon separated) and of PARAISOTRICHIDAE (the evolution of which consists of a reduction of shape and of somatic ciliature). The organization of digestive apparatus in *Gymnostomatida* and *Trichostomatida* have been compared, and we have established a relation between the cytopharynx of the *Gymnostomatida* and the non-ciliated face of the vestibulum of the *Trichostomatida*.

INTRODUCTION

A) HISTORIQUE

I. — Infusoires des Ruminants :

Les Infusoires endocommensaux du tube digestif des Ruminants appartiennent à deux sous-classes :

- 1) S./Cl. des Holotriches : ordre des Trichostomes : Famille des *Isotrichidae* Poche, 1913.
- 2) S./Cl. des Hétérotriches : ordre des Entodiniomorphes : Famille des *Ophryoscolecidae* Stein, 1858 a.

Les études ont surtout porté jusqu'alors sur les Entodiniomorphes, qui ont atteint un haut degré d'évolution. De nombreux auteurs ont contribué à la connaissance des *Ophryoscolecidae* : Stein (1858, 1859 b, 1867), Schuberg (1888, 1891), Fiorentini (1889, 1890 a et b), Crawley (1923), Dogiel et Federowa (1925 b), Dogiel (1927), Bretschneider (1931, 1934), Wertheim (1933, 1934 a, b et c, 1935), Moriggi (1941), Kofoed et Mac Lennan (1930, 1932, 1933), Lubinsky (1957 a, b, c). Ensuite, Noirot-Timotheé (1960) et Bretschneider (1950, 1959) ont fait connaître les principaux éléments de l'ultrastructure. Des études physiologiques se poursuivent actuellement en France, en Angleterre, et surtout aux U. S. A.

La famille des *Isotrichidae* n'a pas autant intéressé les chercheurs. Seules, quelques descriptions ont été fournies par Colin (1854), Stein (1858, 1859 a, 1861), Schuberg (1888), Fiorentini (1889, 1890 a), et d'autres auteurs qui ont signalé des Holotriches vivant dans le tube digestif de Mammifères autres que le Bœuf et le Mouton (Buffle, Dromadaire, Girafe). Ten Kate (1928), Dogiel et Federowa (1925 a) ont seuls étendu un peu les recherches.

Cette famille, qui ne comporte que trois espèces, semble, au premier abord, d'un intérêt

bien moindre que celle des *Ophryoscolecidae*; les formes sont assez semblables entre elles, et leur étude ne paraît pas devoir s'imposer pour apporter des renseignements supplémentaires sur l'ordre des Trichostomes.

En fait, des précisions sur leur morphologie, leur morphogénèse, peuvent cependant nous permettre d'approfondir nos connaissances générales sur les Ciliés, et de faire une comparaison entre l'évolution des Ciliés libres et celle des Ciliés commensaux, en même temps que de situer la famille des *Isotrichidae* dans l'une des lignées évolutives de l'ordre primitif des Trichostomes. En outre, la microscopie électronique permet de rechercher si certains dispositifs ultrastructuraux sont bien l'apanage de groupes considérés comme évolués, ou s'ils sont communs à d'autres Infusoires tenus pour primitifs.

II. — Infusoires des Equidés :

Les Ciliés du tube digestif des Equidés ont été observés par de nombreux auteurs, parmi lesquels nous citerons plus particulièrement Fiorentini (1890 b), Bundle (1895), Strelkow (1929 a et b, 1931 a et b, 1939). Une monographie très complète a été établie par Hsiung (1930 b) pour les Ciliés du tube digestif du Cheval.

Ils se répartissent en 2 sous-classes :

- 1) S./Cl. des Holotriches :
 - Ordre des Gymnostomes.
 - Ordre des Trichostomes.
- 2) S./Cl. des Hétérotriches :
 - Ordre des Entodiniomorphes :
 - Famille des *Cycloposthiidae*.
 - Famille des *Ditoxidae*.

C'est donc à l'étude de ces groupes variés que nous avons consacré une partie de nos recherches.

B) MATERIEL

Sur les Ruminants, les prélèvements sont effectués dans la panse d'animaux fraîchement abattus. La méthode de prélèvement et de conservation est identique à celle prescrite par NOIROT-TIMOTHÉE (1960). La panse d'un Bœuf ou d'un Mouton venant d'être tué et dépouillé est ouverte, et on en recueille rapidement le contenu dans une bouteille isotherme. Nous avons prélevé ainsi des échantillons de contenu de panse de soixante Bœufs et de vingt Moutons environ, aux Abattoirs Municipaux de Clermont-Ferrand.

Une autre méthode de prélèvement a été utilisée; grâce à l'obligeance du Professeur RAYNAUD, de l'Institut de Physiologie de Toulouse, nous avons pu obtenir une brebis sur laquelle avait été pratiquée une fistule permanente du rumen, avec une canule de JARRETT, selon la technique de BRUNAUD et RAYNAUD (1956) appliquée par LE BARS (1957). Nous avons conservé cet animal pendant trois mois, ce qui nous a permis, en particulier, de varier les heures de prélèvement, et de supprimer l'inconvénient du transport; en outre, nous avons pu faire quelques observations fortuites sur la défaunation et la refaunation du rumen. Le prélèvement est effectué à l'aide d'un tube de verre cylindrique au bout duquel est ajustée une poire de caoutchouc. Lors de la contraction périodique de la panse, afflue dans le tube en matière plastique de la canule, outre un bouchon de nourriture, une partie liquide assez importante qui est alors aspirée et recueillie dans un Bécher préalablement rincé avec du liquide physiologique de Hungate chauffé à 38 °C.

Pour les Equidés, nous avons recueilli du contenu du tube digestif de vingt-cinq Chevaux aux Abattoirs Municipaux de Clermont-Ferrand, et de cinq Chevaux aux abattoirs de Vaugirard, à Paris. Le matériel prélevé à Clermont-Ferrand est ramené au laboratoire de la même façon que le contenu de panse de Ruminants.

A Vaugirard, nous avons pu fixer et colorer directement les Protozoaires dans le laboratoire des Abattoirs.

C) TECHNIQUES

I. — Conservation :

Nous n'avons pas cherché spécialement à cultiver les Ciliés recueillis bien que la culture des Holotriches des Ruminants ait été pratiquement toujours délaissée. La plupart des auteurs citent les *Ophryoscolecidae*, mais oublient de parler des *Isotrichidae*, ou bien avouent qu'ils se cultivent très mal. Le contenu digestif de Bœuf, de Mouton ou de Cheval, parvenu au laboratoire, est rapidement filtré grossièrement sur un tamis à mailles de 1,5 mm de côté; le filtrat composé d'un liquide contenant la majorité des Ciliés et de nombreux petits débris végétaux est recueilli dans un Bécher préalablement rincé à la solution physiologique de Hungate à 38 °C; on place le Bécher dans une étuve à 38 °C, sans le boucher. Que le Bécher soit plein à ras et bouché, donc sans air (O₂), ou qu'il soit à moitié plein et bouché, ou qu'il soit à l'air libre, les Ciliés ne se conservent pas plus longtemps dans un cas que dans l'autre, si on ne produit pas dans ce filtrat un courant continu d'N et de CO₂, dans les proportions qui ont été définies par plusieurs auteurs (NOIROT-TIMOTHÉE, 1960; GAUMONT et RAYNAUD, 1962; GAUMONT et FLORENTIN, 1964). Sans prendre donc aucune précaution spéciale, et sans ajouter quoi que ce soit au milieu, nous avons pu conserver les Ciliés vivants pendant 12 à 20 heures.

Une à deux heures après le prélèvement, se produit à la surface du filtrat une écume blanche qui n'est en fait qu'une concentration importante de Ciliés vivants, ce qui facilite leur prélèvement pour l'observation et la fixation.

II. — Examen sur le vivant :

Nous avons observé les Ciliés vivants principalement au microscope à contraste de phase,

après les avoir triés et pipetés sous la loupe binoculaire, ou bien après avoir simplement déposé une goutte de filtrat venant de l'étuve sur une lame. Nous avons ainsi étudié en particulier les mouvements des cils, surtout dans la région vestibulaire des Trichostomes.

Nous avons utilisé comme colorants vitaux, le vert-Janus B, ~~le rouge~~ et surtout le rouge neutre qui donne les meilleurs résultats.

III. — Microscopie optique après fixation et coloration :

Une goutte du filtrat maintenu à l'étuve est déposée et étalée sur une lame chauffée à 38 °C qu'on place sous une loupe binoculaire. Les Ciliés triés à la micropipette sont lavés avec la solution de Hungate à 38 °C, et précipités ensuite dans une sa lière contenant un fixateur, ou bien déposés sur une lame exposée immédiatement aux vapeurs de formol ou d'OsO₄.

1) Les fixateurs employés sont principalement : a) pour les frottis à sec : vapeurs d'OsO₄, vapeurs de formol à 10 %, Nissenbaum; b) pour les frottis à la gélose ou à l'albumine : vapeurs d'OsO₄, picroformol de Bouin, Bouin-Hollande, Zenker, Champy, Da Fano salé ou non; c) pour les frottis à la gélatine salée : Champy, Da Fano salé ou non; d) pour les coupes de 5 à 7,5 microns : Bouin, Bouin-Allen, Champy, formol, Bouin-Hollande.

2) Les colorants suivants ont été utilisés pour l'examen en microscopie optique :

— pour la cytologie générale sur coupes et frottis : hématoxyline de Heindenhein, suivie ou non de coloration cytoplasmique à l'éosine ou au vert-lumière; hématoxyline au fer et au brome; bleu polychrome (de Unna); glychémalun-éosine; nucléate-azur A.

— pour les systèmes fibrillaires : imprégnation à l'argent selon CHATTON et LWOFF (1936) sur frottis; carbonate d'argent pyridiné selon RIO-HORTEGA (1926) sur coupes; protargol, selon la méthode de Bodian revue par TUFFRAU (1964), sans résultats appréciables; hématoxyline de Delafield; bleu de bromophénol seule-

ment pour les fibres protéiques; digitonine suivie de bleu de bromophénol, selon ROQUE (1961), qui met en évidence après éclatement du cilié les fibres protéiques de façon très claire.

— pour les vacuoles pulsatiles : nitrate d'argent réduit par l'hydroquinone.

— pour les mitochondries : fuschine d'Altmann selon KULL; fuschine d'Altmann, plus postchromisation; hématoxyline de Regaud.

— pour l'étude générale (cinétome et morphologie), les colorations négatives à la nigrosine n'ont pas apporté de résultats appréciables.

— pour l'étude du cinétome, nous avons eu recours à la méthode classique d'imprégnation à l'argent selon CHATTON et LWOFF. La méthode de Bodian donne pour les Holotriches étudiés des préparations empâtées et illisibles, du fait de la taille du Cilié et du nombre considérable des cils.

3) Les techniques cytochimiques :

— l'étude du noyau a été faite principalement par la méthode de Feulgen (SCHIFF), mais aussi par le vert de méthyle-pyronine.

Nous avons également employé le bleu de toluidine pour la recherche de l'ARN.

— les lipides ont été recherchés par coloration au sulfate de bleu de Nil, Soudan-red B et Soudan III.

— pour la détection des polysaccharides, nous avons utilisé : carmin de Best; Lugol; réaction de MANCINI; PAS et PAS-dimédon; méthode de Baüer; examen en lumière polarisée.

Pour chaque lame colorée par un de ces procédés, une lame témoin traitée préalablement par la salive à 37 °C pendant 1/2 heure à 2 heures a été colorée de la même façon.

— les concrétions minérales des Ciliés du Cheval ont été étudiées selon les procédés décrits par FAURÉ-FRÉMIET (1957), à savoir : traitement par l'oxalate d'ammonium, réaction de VON KOSSA, alizarine selon CRÉTIN, HCl normal, SO₄H₂ dilué, examen en lumière polarisée.

IV. — Microscopie électronique :

Le fixateur qui nous a donné le meilleur résultat est le mélange suivant :

OsO₄ : 1 partie.

Solution physiologique de Hungate: 1 partie (1).

Divers essais de mélanges d' OsO_4 avec de l'acide chromique ou du bichromate de potassium ont donné des résultats décevants. Les Ciliés plongés pendant 15 à 60 minutes dans le fixateur, rincés, sont inclus dans la gélose. L'emploi, comme résine d'inclusion, de l'Epon selon LUFT (1961) s'est avéré satisfaisant. Les coupes

(1) Composition de la solution de HUNGATE (1942) :
 ClNa : 6 g; CO_3HNa : 1 g; $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$: 1 g; SO_4Mg :
0,1 g; Cl_2Ca : 0,1 g; eau distillée : 1 000 cc.

sont faites avec les ultramicrotomes Porter-Blum MT1 et MT2, et recueillies sur des grilles sans membrane. Elles sont colorées principalement par l'acétate d'uranyle en solution aqueuse saturée pure ou mélangée à parties égales à de l'alcool absolu. L'acétate de plomb selon MILLONIG (1961), appréciable dans certains cas, a cependant souvent coloré négativement les structures fibrillaires, lorsqu'il était employé seul; par contre, il renforce la coloration si on l'utilise après l'acétate d'uranyle. Les grilles sont examinées au microscope électronique Elmiskop I-Siemens.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOGÉNÉTIQUE

LES PROTOZOAIRES CILIÉS DE LA PANSE DES RUMINANTS

A) HISTORIQUE ET CLASSIFICATION ACTUELLE

GRUBY et DELAFOND (1843) sont les premiers à avoir trouvé des organismes ciliés dans le rumen et le réseau des Ruminants. Ils y découvrent des individus à carapace, et d'autres sans carapace, ciliés sur tout le corps, de forme ovale, à ouverture buccale située à l'une des extrémités, et mesurant $1/12 \text{ mm} \times 1/20 \text{ mm}$. Mais aucune figure n'accompagne leur publication. COLIN (1854) publie une étude des infusoires de l'estomac des Ruminants, avec figures. STEIN (1858, 1859 a) crée pour les Ciliés sans carapace le genre *Isotricha* et l'espèce *I. intestinalis*. En 1861, il y adjoint une espèce nouvelle, *I. prostoma*, qu'il différencie de la première par la position terminale de la bouche. SCHUBERG (1888) ajoute aux deux espèces précédentes un genre et une espèce nouveaux, *Dasytricha ruminantium*, forme plus petite que les *Isotricha*, et qui en diffère par l'absence de « Kernstiele » ou nucléosuspenseur, et par la présence d'un faisceau de fibres postérieures. CERTES (1889) signale la présence de glycogène dans le cytoplasme chez les deux genres. BÜTSCHLI (1889) crée la famille des *Isotrichina*, FIORENTINI (1890) reprend l'ensemble des observations des auteurs précédents dans un inventaire des « Protistes de l'estomac des Bovidés », et il en donne la classification suivante :

Ordre : *Trichostoma* BÜTSCHLI, 1889.

Sous-ordre : *Aspirotricha* BÜTSCHLI, 1889.

Genre : *Isotricha* STEIN, 1859.

espèce : *intestinalis* STEIN, 1859.

espèce : *prostoma* STEIN, 1861.

Genre : *Dasytricha* SCHUBERG, 1888.

espèce : *ruminantium* SCHUBERG, 1888

BUISSON (1923 b) trouve dans une Antilope (*Cephalophus grimmia* L.) du Katanga un grand nombre d'*Isotricha* dont il fait une nouvelle espèce *magna*. SCHEDRINA (1926) signale un *I. ferum-equinum* n. sp. chez le Dromadaire. DOGIEL (1928) trouve chez le Buffle *Buffelus bubalus* L. un *I. bubali* n. sp. qu'il rapproche de *D. ruminantium*. WEILL (1929) découvre un *I. caulleryi* n. sp. dans le tube digestif d'un seul *Periplaneta americana*. Il semblerait que cette espèce, qui n'a jamais été retrouvée dans les Blattes depuis, soit un autre Cilié confondu avec un *Isotricha*. USUELLI (1930 a) fait un inventaire complet des précédentes espèces et étudie leurs réserves alimentaires (1930 b). HUKUI (1940) décrit plusieurs espèces nouvelles de *Dasytricha* : *D. ozakii*, *D. nipponicum*, *D. rectum*, chez *Bos taurus*. MORIGGI (1941) retrouve chez les Ruminants d'Italie les deux genres *Isotricha* et *Dasytricha* et modifie le taxon du groupe famille *Isotrichina* en *Isotrichidae*. HUKUI et NISIDA (1954) trouvent l'espèce *D. hukuokaensis* n. sp. chez *Bos Taurus* var. *Domesticus*. NOIROT-TIMOTHÉE (1963) retrouve *I. intestinalis* et *D. ruminantium* chez *Giraffa camelopardalis* L. du Cameroun.

Il faudrait donc déduire de l'étude bibliographique qu'il existe, pour chacun des deux genres, les espèces suivantes :

— genre *Isotricha* STEIN : espèces *intestinalis* STEIN, *prostoma* STEIN, *magna* BUISSON, *fer-*

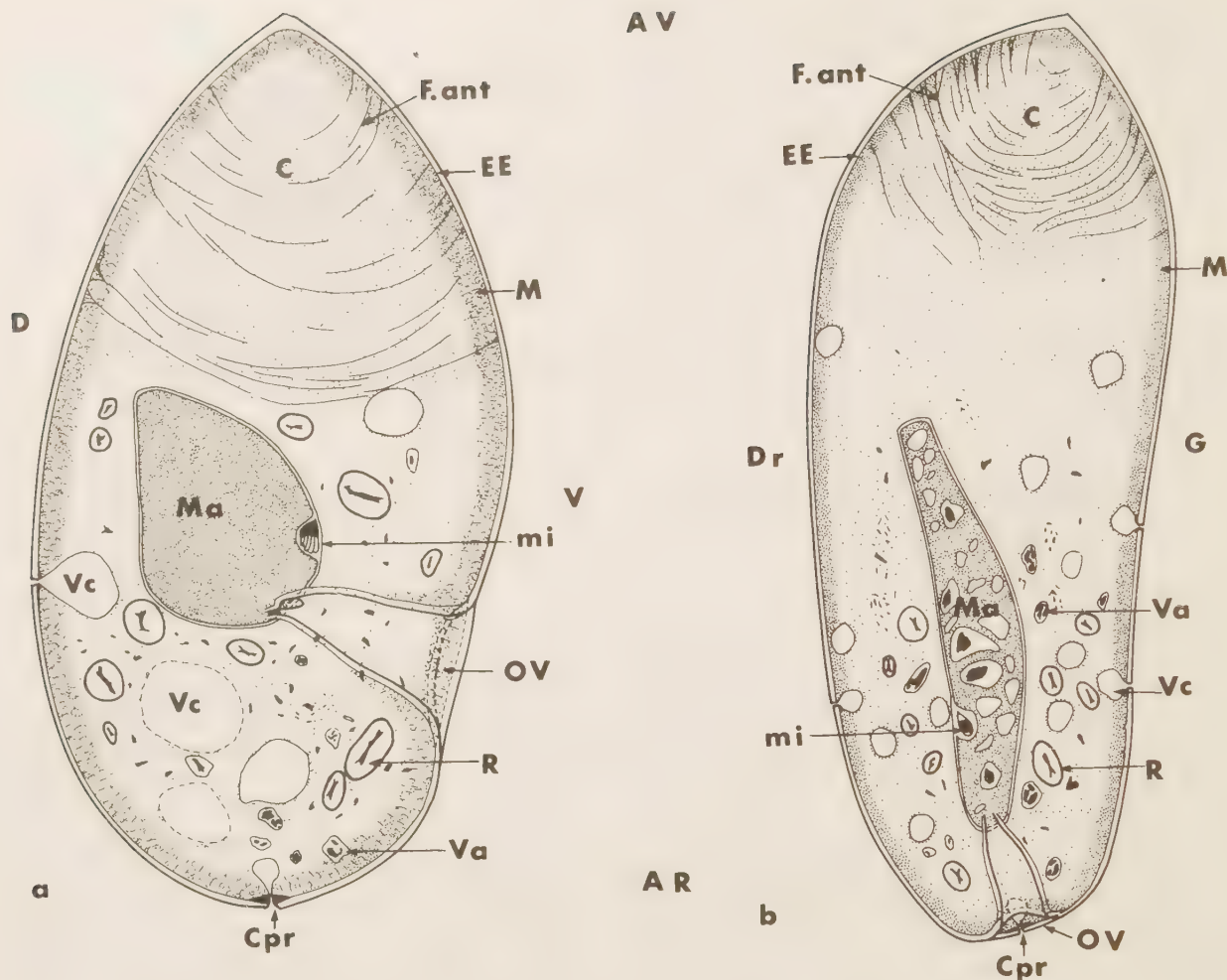


FIG. 1. — Organisation générale: a) d'*Isotricha intestinalis*, b) d'*Isotricha prostoma*.
 AR: extrémité postérieure; AV: extrémité antérieure; C: zone contractile antérieure; Cpr: cytoprocte;
 D: face dorsale; Dr: côté droit; EE: limite ecto-endoplasmique; F.ant.: fibres antérieures; G: côté gauche;
 M: mitochondries; Ma: macronoyau; mi: micronoyau; OV: ouverture vestibulaire; R: réserves (amidon);
 V: face ventrale; Va: vacuole alimentaire; Vc: vacuole contractile. (a, $\times 1000$) (b, $\times 700$).

rum-equinum SCHEDRINA, *bubali* DOGIEL, *caulleyi* WEILL.

— genre *Dasytricha* SCHUBERG: espèces *ruminantium* SCHUBERG, *ozakii* HUKUI, *nipponicum* HUKUI, *rectum* HUKUI, *hukuokaensis* HUKUI et NISIDA, *bovis* JIROVEC, *elongatum* JIROVEC.

Or, l'étude comparée des descriptions des auteurs permet de considérer que :

I. magna, *D. ozakii* = *I. intestinalis*.

D. rectum = *I. prostoma*.

I. ferrum-equinum, *bubali*, *D. nipponicum*, *bovis*, *elongatum* = *D. ruminantium*.

Il reste donc actuellement 4 espèces de Ciliés Holotriches des Ruminants, dont la classification s'établit comme suit :

Ordre *Trichostomatida* BÜTSCHLI, 1889.

Famille *Isotrichidae* BÜTSCHLI, 1889.

Genre *Isotricha* STEIN, 1859 :

I. intestinalis STEIN, 1859 : « bouche » ouverte latéralement sur la face ventrale — un nucléosuspenseur — plusieurs vacuoles contractiles — taille : 60 à 130 μ de long.

I. prostoma STEIN, 1861 : « bouche » ouverte à une extrémité — un nucléosuspenseur — plu-

sieurs vacuoles contractiles — taille : 60 à 180 μ de long.

Genre *Dasytricha* SCHUBERG, 1888 :

D. ruminantium SCHUBERG, 1888 : « bouche » terminale — pas de nucléosuspenseur — une seule vacuole contractile — petite taille : de 30 à 60 μ de long.

D. hukuokaensis HUKUI et NISIDA, 1954 : « bouche » latérale — pas de nucléosuspenseur — une à onze vacuoles contractiles — grande taille : 150 μ $\times$ 95 μ .

B) LE GENRE ISOTRICHIA STEIN, 1859

Nous étudierons ensemble les 2 espèces *I. intestinalis* et *I. prostoma* qui cohabitent dans la panse du Bœuf comme dans celle du Mouton.

Isotricha intestinalis et *Isotricha prostoma* (fig. 1, a et b) :

I. — Organisation générale :

Les *Isotricha* sont des Protozoaires entièrement ciliés, qui se déplacent en nageant suivant un trajet hélicoïdal, le vestibule buccal ouvert vers l'arrière. Leur extrémité postérieure est arrondie, leur extrémité antérieure acuminée. Presque tous les anciens auteurs, SCHUBERG (1888) en particulier, s'accordent pour situer le vestibule à l'extrémité antérieure, mais nous reparlerons, lors de l'étude de la morphogénèse, de l'orientation qu'il convient d'appliquer à ces Ciliés.

Ils mesurent de 150 à 200 μ de longueur sur 100 à 140 μ de largeur; cependant, *I. prostoma* est plus allongé, et moins globuleux qu'*I. intestinalis*. La face ventrale est définie, par convention, et par analogie avec d'autres Ciliés, par la présence de l'ouverture vestibulaire qui se situe vers l'arrière, légèrement déportée du côté gauche, au niveau du tiers postérieur de la cellule chez *I. intestinalis*, à la partie antapicale chez *I. prostoma*. Le corps est aplati dorso-ventralement, surtout dans la partie antérieure, ce qui donne à la cellule la forme d'un cuilleron.

TEN KATE (1928) et CAMPBELL (1929) considèrent que l'aplatissement est latéral, alors que SCHUBERG (1888), KOPPERI (1926) et BECKER et TALBOTT (1927) le tiennent pour dorso-ventral. Une coloration au rouge neutre de faible concentration permet de souligner en rouge, *in vivo*, d'une façon extrêmement nette, les contours des différents orifices, soit : les bords de l'ouverture du vestibule, distants l'un de l'autre de 15 μ au maximum; le cytoprocte postérieur, rond, de 3 μ de diamètre, bien visible chez *I. intestinalis*, moins facile à mettre en évidence chez *I. prostoma*, où il existe cependant; les orifices des nombreuses vacuoles contractiles.

1°) Cytoplasme :

Le cytoplasme comprend un ectoplasme et un endoplasme séparés l'un de l'autre par une couche fibrillaire aisément colorable par l'hématoxyline; comme l'a montré NOÏROT-TIMOTHÉE (1958 c), elle est formée de deux strates que nous avons pu différencier par coloration après éclatement du Cilié par la digitonine (fig. 2).

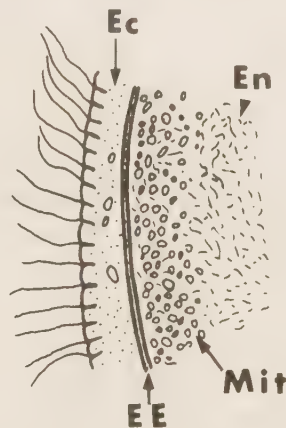


FIG. 2. — Coupe de la paroi d'*Isotricha*.

Ec : ectoplasme; EE : limite ecto-endoplasmique; En : endoplasme; Mit : mitochondries.

L'ectoplasme, assez homogène, peu épais (environ 3 μ), contenant les nombreux cinétosomes, séparés par des crêtes peu élevées, s'épaissit dans la région antérieure. Là, sur la droite du Cilié, il est soulevé en ondulations suivant une ligne longitudinale saillante (fig. 3) : c'est la « crête anale » ou « after-spalte » des auteurs. Elle existe chez les deux espèces.

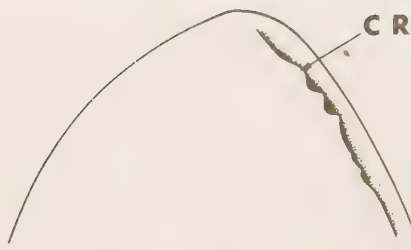


FIG. 3. — Partie antérieure d'*Isotricha prostoma* (vue latéro-dorsale droite).

CR : « crête aborale ».

L'endoplasme (fig. 1), est plus hétérogène; il comprend tout d'abord une zone périphérique très dense, siège des mitochondries; quant à l'endoplasme profond, dans le tiers antérieur de la cellule, il est assez homogène, donnant l'impression que c'est à ce niveau que se produisent les contractions longitudinales du Cilié, soit lors de sa rencontre avec un obstacle, soit lors de la fixation — cette partie se colore assez vivement au rouge neutre *in vivo*; la partie postérieure de l'endoplasme (les 2/3) contient un grand nombre d'inclusions, de réserves, de vacuoles alimentaires et contractiles, et de fibres diverses.

2°) Les vacuoles :

De nombreuses vacuoles alimentaires, qui se forment à l'extrémité du cytopharynx (fig. 4), migrent ensuite dans tout le cytoplasme sauf

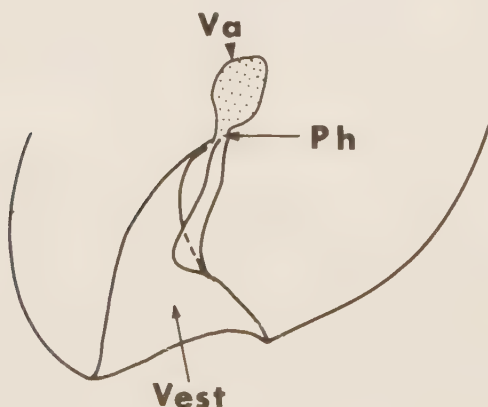


FIG. 4. — *Isotricha prostoma* : formation d'une vacuole digestive.

Ph : cytopharynx; Va : vacuole alimentaire; Vest : vestibule.

dans la partie antérieure de l'Infusoire. Très petites, elles contiennent principalement des bactéries en bâtonnet ainsi que l'ont déjà montré GUTIERREZ (1958) et OXFORD (1964), et elles viennent se vider dans le court canal du cytoprocte (2 à 3 μ de long).

Une dizaine de vacuoles contractiles, réparties en trois ou quatre rangées longitudinales, sont localisées autour de la cellule exclusivement dans les 2/3 postérieurs de cette dernière. Leur cycle, difficile à observer, dure environ 5 mn à 37° dans le milieu de panse. De petites vacuoles se forment, gonflent et se fusionnent, ce qui dure environ 4 minutes au bout desquelles la diastole aboutit à la formation d'une seule grosse vacuole. Celle-ci reste ainsi en état de repos pendant une minute; on remarque alors, tout autour, une série de petits granules osmiophiles (fig. 1). Puis la systole intervient; la vacuole se vide, et de nouvelles petites vésicules se forment immédiatement, dans la même région, sans toutefois occuper absolument les mêmes positions que précédemment.

3°) Les réserves (fig. 5) :

Deux sortes de réserves apparaissent morphologiquement différentes dans l'endoplasme. Ce sont :

- a) de gros granules, ronds ou ovoïdes, de 4

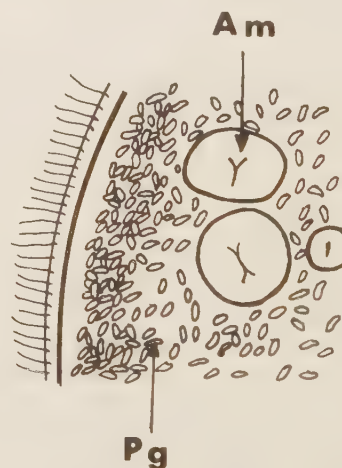


FIG. 5. — Coupe d'*Isotricha intestinalis*, traitée au réactif de Baüer.

Am : grains d'amidon stockés;

Pg : amylo-pectine (« paraglycogène ») en navettes.

à 15 μ de diamètre, possédant un hile central; très réfringents, ils sont parfois si abondants qu'ils empêchent toute observation du cytoplasme; parfois ils font complètement défaut. En lumière polarisée, ils présentent le phénomène de la croix noire. Les réactions habituelles de mise en évidence des polysaccharides (LUGOL, carmin de BEST) y sont positives, de même que les réactions plus spécifiques (PAS, PAS-dimédon, réaction de BAÜER, réaction de MANCINI). Après 0 h 30 de traitement par la salive, les granules ne présentent plus qu'une très faible colorabilité aux différents réactifs; cette colorabilité disparaît totalement après 1 heure d'action de l'amylase salivaire. Ces granules sont des grains d'amidon, stockés par les Ciliés à partir de la nourriture de l'hôte [HOWARD (1959 a et b)].

b) des petits corps en navettes de 0,5 à 2 μ de long, qui n'apparaissent nettement qu'après la fixation au Champy ou au Bouin-Allen. Ils ont une réaction positive aux colorations spécifiques des polysaccharides (PAS, PAS-dimédon, Lugol, MANCINI, BAÜER), et ils ne réagissent plus après un traitement prolongé par la salive, à 37 °C. En effet, une action de 0 h 30 de la salive n'entraîne pas la disparition de la colorabilité, qui n'est obtenue qu'au bout de 2 heures d'action. Il est permis de penser, avec LISON (1960), que ce corps ne se trouve pas là sous sa forme originale, et que la fixation est responsable de la forme en navettes observée. Ce corps est identique au « paraglycogène » de BÜTSCHLI (1870) et de FAURÉ-FRÉMIET et THAUREAUX (1944); FORSYTH et HIRST (1953) ont montré qu'il s'agit d'amylopectine, constituée essentiellement de chaînes à unités α -glucose unies en 1-4; les chaînes sont unies entre elles par des ponts glucosidiques en position 1-6.

4°) « L'appareil digestif » :

Il comprend le vestibule buccal cilié, auquel fait suite un court cytopharynx.

Le vestibule est ouvert vers l'arrière de la cellule. Il est bordé de deux lèvres (la gauche recouvrant la droite à l'avant) autour desquelles les cinéties se replient avant d'entrer dans la cavité pour former la ciliature vestibulaire (fig. 6). Nous reviendrons sur l'étude de ce ciné-

tome. Nous appellerons, par convention, face ventrale du vestibule, la partie la plus proche de la face ventrale du Cilié. La position du vestibule est différente chez les deux espèces. Chez *Isotricha intestinalis* (fig. 1 a), ce dernier est situé dans le tiers postérieur du corps, et son ouverture est légèrement déportée vers la gauche. En forme de cornet de 30 μ de profondeur, il s'enfonce dans le cytoplasme en se courbant, et sa pointe, voisine de l'appareil nucléaire, est souvent repliée vers la face ventrale du Cilié. Chez *Isotricha prostoma* (fig. 1 b), le vestibule s'ouvre à l'arrière de la cellule, légèrement déporté sur la face ventrale du côté gauche. Sa forme est identique à celle du vestibule d'*I. intestinalis*, et sa pointe est recourbée de la même façon vers la face ventrale du côté gauche, près de l'appareil nucléaire. Dans les deux espèces, il contient une sorte de bourrelet longitudinal « torsadé » (fig. 6), naissant sur sa face ventrale, à partir de la zone de raccordement des deux lèvres. Ce bourrelet, non cilié, s'élargit à mesure qu'il s'enfonce, et il finit par entourer complètement la paroi, formant le cytotome. Il semblerait que la paroi du court cytopharynx qui fait suite au cytotome soit constituée par le prolongement de ce bourrelet.

Les *Isotricha* se nourrissent en absorbant, par leur vestibule, des grains d'amidon qui seront stockés, et surtout des bactéries entraînées par le mouvement de l'eau dû au battement des cils, et que l'on retrouve dans les vacuoles alimentaires. L'évacuation des déchets se fait par le cytoprocte. Ceci est très net chez *I. intestinalis* où le cytoprocte est bien visible. Par contre, chez *I. prostoma*, il n'est pas toujours identifiable. Nous avons cependant pu le repérer, très proche de l'ouverture du vestibule, et dorsalement par rapport à celle-ci. Nous avons retrouvé chez *I. prostoma*, comme GUTIERREZ (1958) l'avait déjà observé, une traînée mucoïde postérieure, où s'accrochent les bactéries et autres particules diverses, et qui semble être formée par le vestibule. A priori, on pourrait penser que ce « mucus » est un produit d'excrétion comparable à celui signalé chez les *Ophryoscolicidae* au niveau de l'anus. Il pourrait jouer un rôle passif dans la capture des bactéries. Cependant cette traînée mucoïde ne se retrouve pas au niveau du vestibule d'*I. intestinalis*. Elle ne provient donc certainement pas du vestibule,

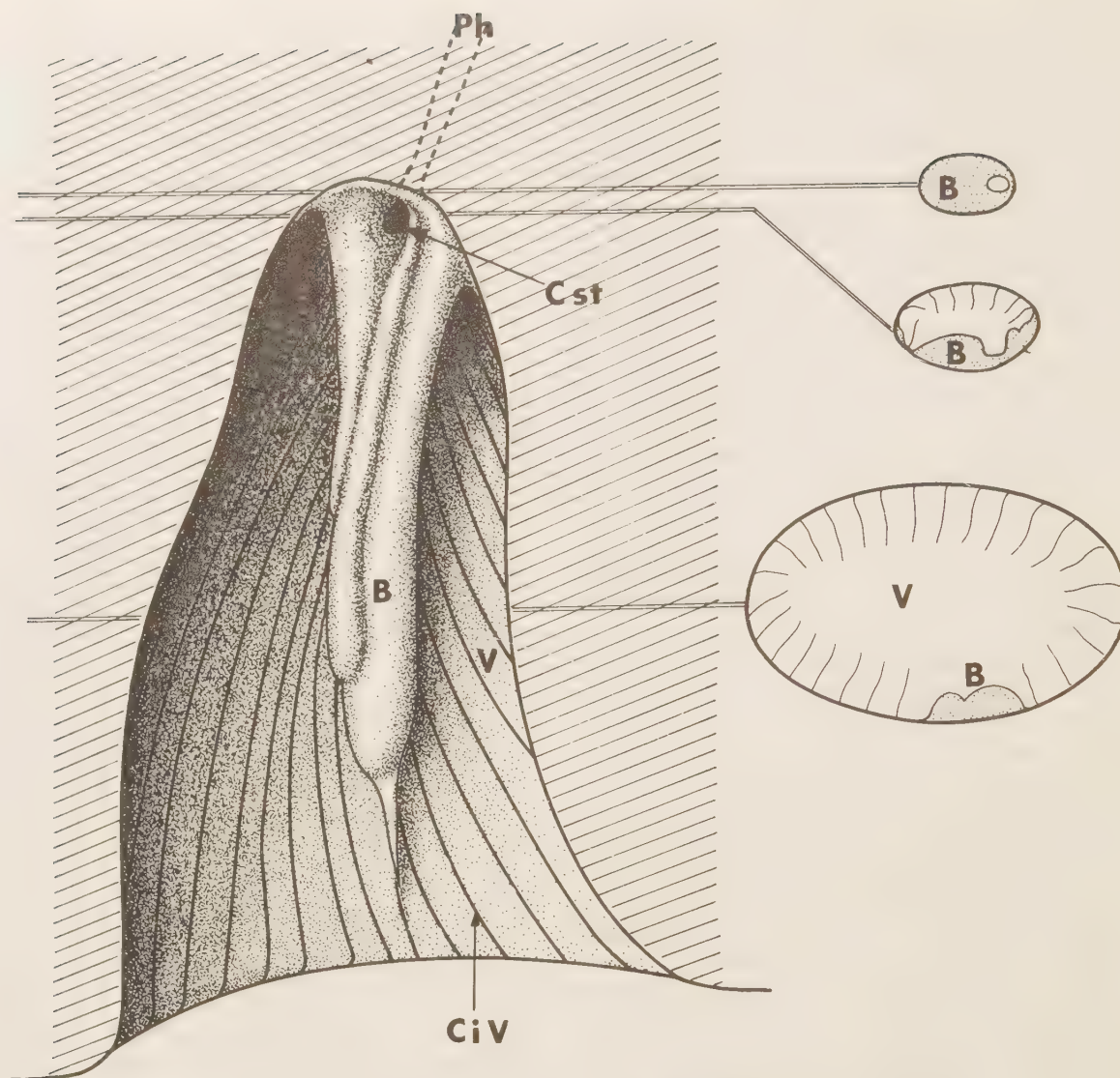


FIG. 6. — Coupe longitudinale dans le vestibule d'*Isotricha prostoma*, avec schémas de coupes transversales en 3 niveaux.

B : bourrelet non cilié; CiV : cinéties vestibulaires; Cst : cytostome; Ph : cytopharynx; V : vestibule.

mais du cytoprocte, si proche du vestibule chez *I. prostoma* que la confusion est aisée; ce serait donc en fait un produit de déjection.

5°) L'appareil nucléaire :

a) Au repos :

— *Le macronoyau* : dans les deux espèces, il est presque toujours situé parallèlement au grand axe de la cellule, et son extrémité posté-

rieure est proche du fond du vestibule. Chez *I. intestinalis* (fig. 1 a) : assez globuleux, ovoïde, il mesure environ $30\ \mu$ de long sur $20\ \mu$ de large. Sa structure est finement granulaire; il comporte de nombreux petits nucléoles visibles sur coupes par coloration au vert de méthyle-pyronine, mais, en définitive, son aspect reste assez homogène. Chez *I. prostoma* (fig. 1 b), il est beaucoup plus allongé, avec des extrémités effilées. Sa structure est beaucoup moins homogène; il contient de très nombreux petits grains

de chromatine, de gros nucléoles, ainsi que de volumineuses vacuoles.

— *Le micronoyau* (fig. 1) : chez les deux espèces, il est logé dans une encoche du macronoyau, en position variable, soit en son milieu, soit à une de ses extrémités. Ellipsoïde, il mesure 4 à 5 μ de long sur 3 à 4 μ de large; ses deux extrémités sont claires, alors que la partie centrale est très chromophile, parfois formée de 3 ou 4 filaments qui pourraient être des chro-

mosomes composés, individualisés même en intercinèse.

b) Lors de la division :

Macronoyau et micronoyau s'allongent. Alors que les phénomènes de la division micronucléaire sont très difficilement observables, l'évolution du macronoyau est très nette. Le contenu, d'abord granulaire (fig. 7 a), devient fibril-

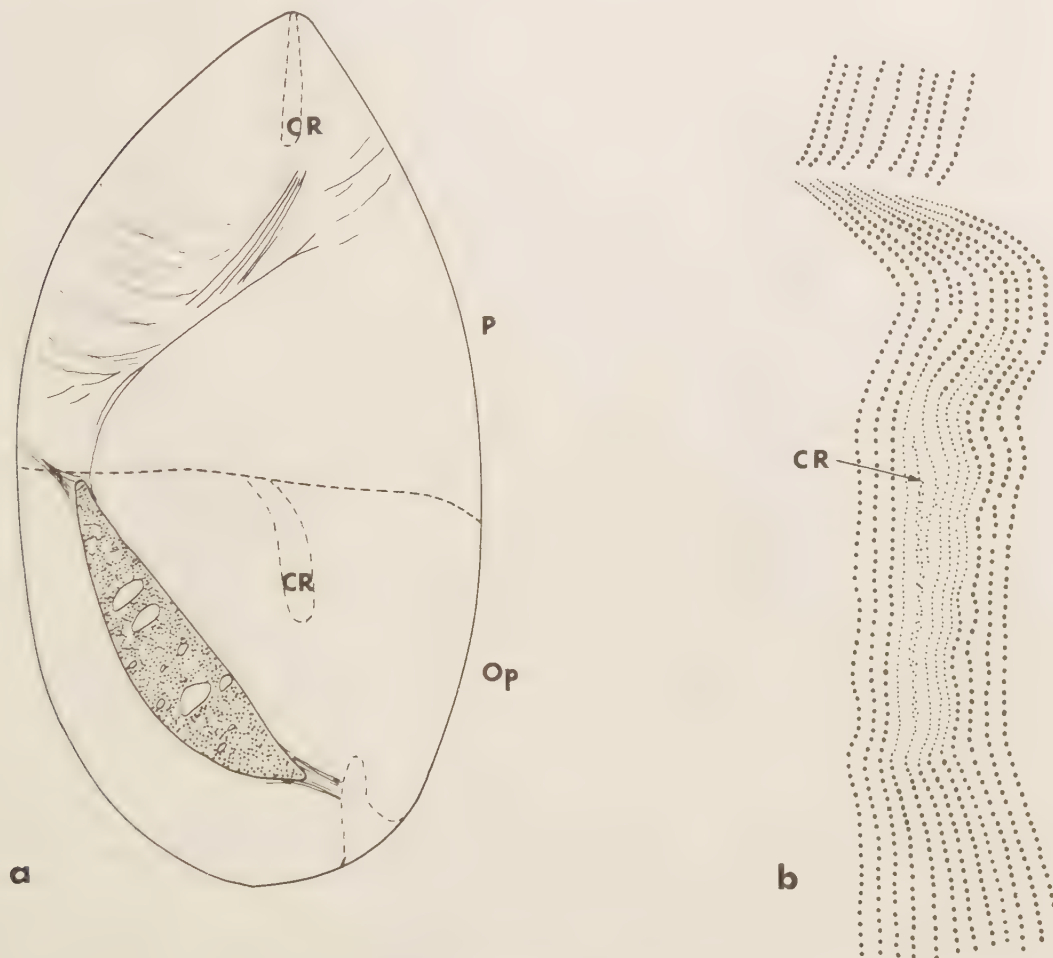


FIG. 7. — *Isotricha prostoma* :

a) macronoyau au début de la division; b) ciliature de la crête aborale de l'opisthe en formation.
CR : crête aborale; Op : opisthe; P : proter. (a, $\times 700$) (b, $\times 2300$).

laire (fig. 8 a); les fibres longitudinales sont spiralées, et l'ensemble forme une sorte d'écheveau, analogue à celui que décrit NOÏROT-TIMOTHÉE (1960) chez les *Ophryoscolecidae*. Le passage de la forme granulaire à la forme fibril-

laire s'effectue assez rapidement, et en direction centrifuge. Lorsque la séparation intervient entre proter et opisthe, les deux micronoyaux sont depuis longtemps isolés, alors que les deux macronoyaux restent encore unis par un cordon

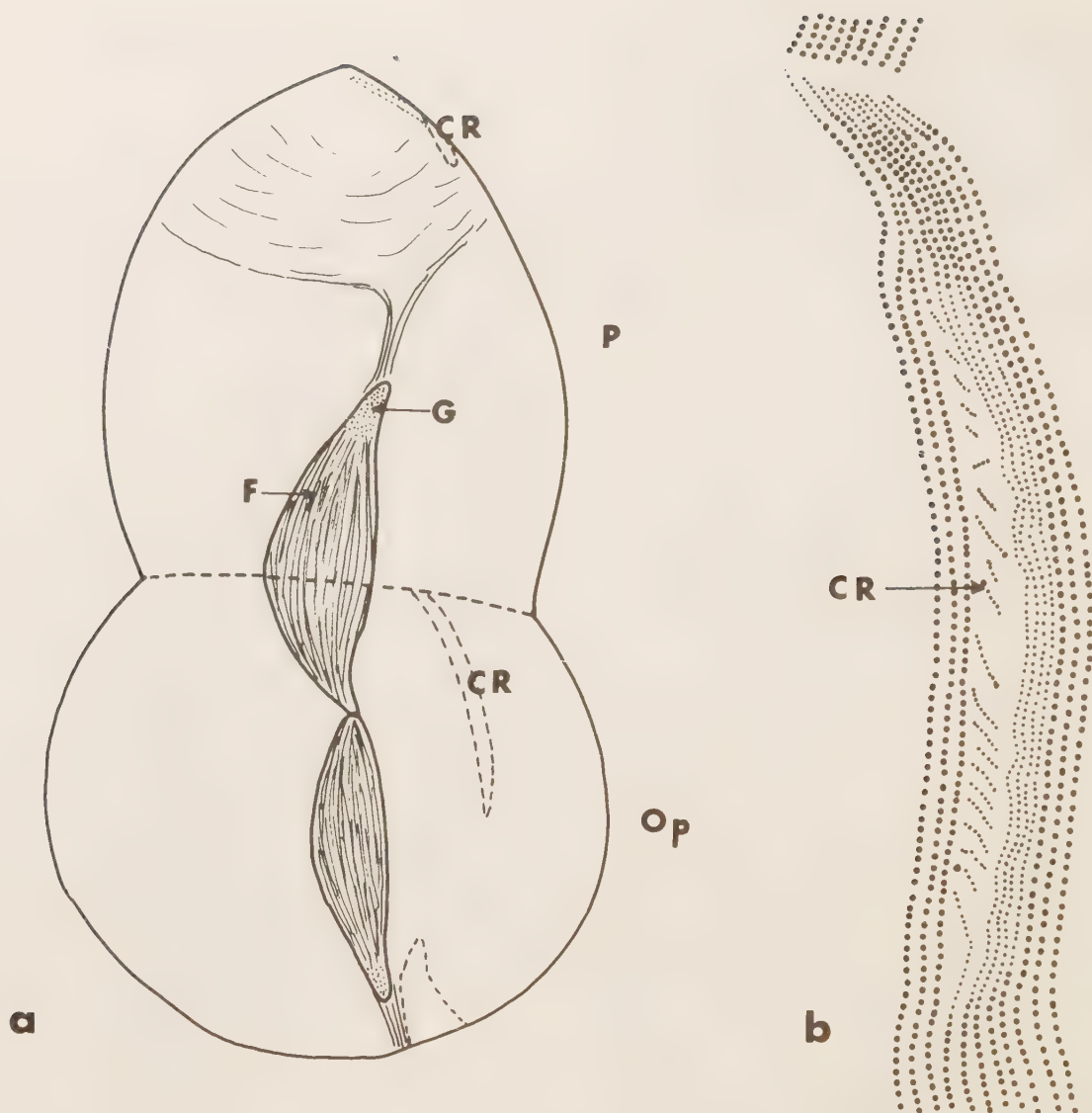


FIG. 8. — *Isotricha prostoma* :

a) macronoyau pendant la division; b) ciliature de la crête aborale en cours d'organisation sur l'opisthe.

CR : crête aborale; F : fibres en écheveau; G : granulations chromatiques; Op : opisthe;

P : proter. (a, $\times 800$) (b, $\times 3\,000$).

nucléaire (fig. 9). Ce cordon se spiralise plus ou moins suivant les mouvements qu'effectuent les deux cellules-filles l'une par rapport à l'autre. Enfin, la séparation totale survient, pendant que la structure des macronoyaux revient à l'état granulaire. Les processus de la division avaient été décrits par CAMPBELL (1930) chez *I. prostoma*. Si leur déroulement général correspond à ce que nous avons pu observer, il semble que le nombre de 2 chromosomes dans le micro-

noyau proposé par cet auteur soit erroné, et que les 12 chromosomes qu'il signale dans le macronoyau ne correspondent absolument pas aux très nombreux filaments visibles.

c) La conjugaison :

Nous n'avons pas pu trouver de couples de conjugants. Pourtant, il arrive que, chez des individus d'*I. intestinalis* plus petits que la normale (60 à $80\ \mu \times 40$ à $50\ \mu$), on trouve 2 macro-

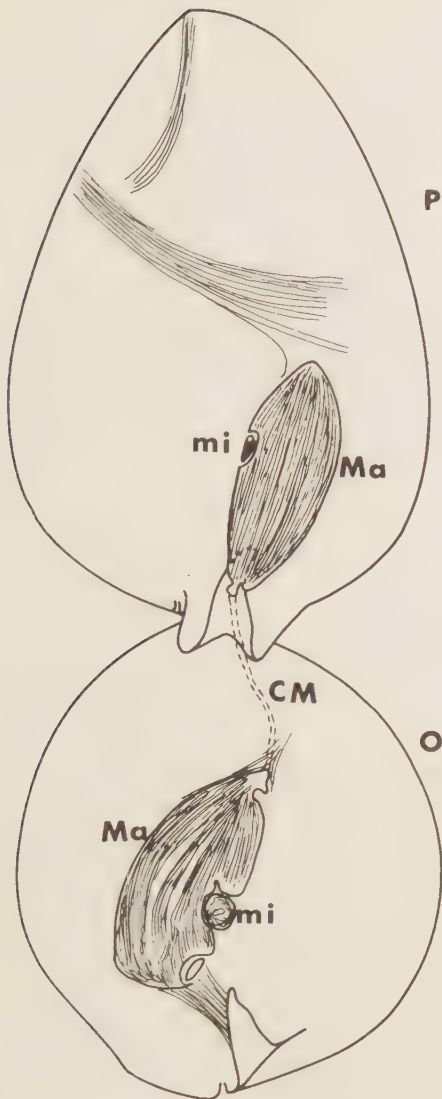


FIG. 9. — *Isotricha prostoma* : fin de la division; noter le cordon macronucléaire (CM) unissant les deux macronoyaux-fils.

Ma : macronoyau; mi : micronoyau; O : opisthe; P : proter. ($\times 800$).

noyaux pour un seul micronoyau qui peut être en division. Les 2 macronoyaux sont ronds, mesurant 9μ de diamètre; leur contenu est soit très chromatique (fig. 10 a), soit beaucoup moins colorable (fig. 10 b et c). Ces figures, semblables à celles de DOGIEL (fig. 11) sur *Isotricha bubali* (1928) et sur *Paraisotricha colpoidea* (1930), représenteraient des stades d'ex-conjugants résultant d'une deuxième division subie par le syncaryon, et donnant naissance à deux

primordiums (les deux macronoyaux) et à un seul micronoyau. Nous avons aussi noté parfois la présence de 4 macronoyaux ronds pour un seul micronoyau, ce qui correspond sans doute à une division intervenant avant la fusion des deux primordiums, sans division du micronoyau (fig. 10 d).

6°) Le système fibrillaire :

Constituant important de la cellule, il comporte deux sortes de fibres : celles qui forment la limite ecto-endoplasmique et ses dérivés, et celles qui sont reliées à la base des cinétozomes.

a) La limite ecto-endoplasmique et ses dérivés :

La limite ecto-endoplasmique forme une couche continue qui longe toute la paroi externe ainsi que la paroi vestibulaire, invagination de la paroi cellulaire. Elle est formée de deux strates parallèles composées de microfibrilles qui sont orientées perpendiculairement dans les deux strates, les deux directions étant obliques par rapport à la direction des cinéties (fig. 12). On ne peut bien les distinguer que sur des coupes tangentielles de la paroi, ou sur des Ciliés colorés *in toto* à l'argent. En certains endroits, la couche interne de microfibrilles semble se détacher de la couche externe, et elle envoie à l'intérieur de l'endoplasme des prolongements de deux sortes (fig. 13 a et b); les uns réunissent entre elles les différentes parties de la limite ecto-endoplasmique après avoir complètement traversé l'endoplasme; ceci est surtout très net dans le tiers antérieur de la cellule; les autres relient la limite ecto-endoplasmique à l'appareil nucléaire, constituant ainsi un caryophore, ou « Kernstiele » de SCHUBERG (1888), ou « nucléosuspenseur » de CAMPBELL (1929). La disposition des fibres du caryophore a été bien étudiée par TEN KATE (1928) et par CAMPBELL (1929) chez *I. prostoma*. Certaines partent de la limite ecto-endoplasmique longeant la paroi du vestibule, d'autres de la limite ecto-endoplasmique longeant la paroi somatique; toutes arrivent au niveau de l'appareil nucléaire, et se fusionnent en une enveloppe continue qui englobe macronoyau et micronoyau dans une sorte de sac. Quelques

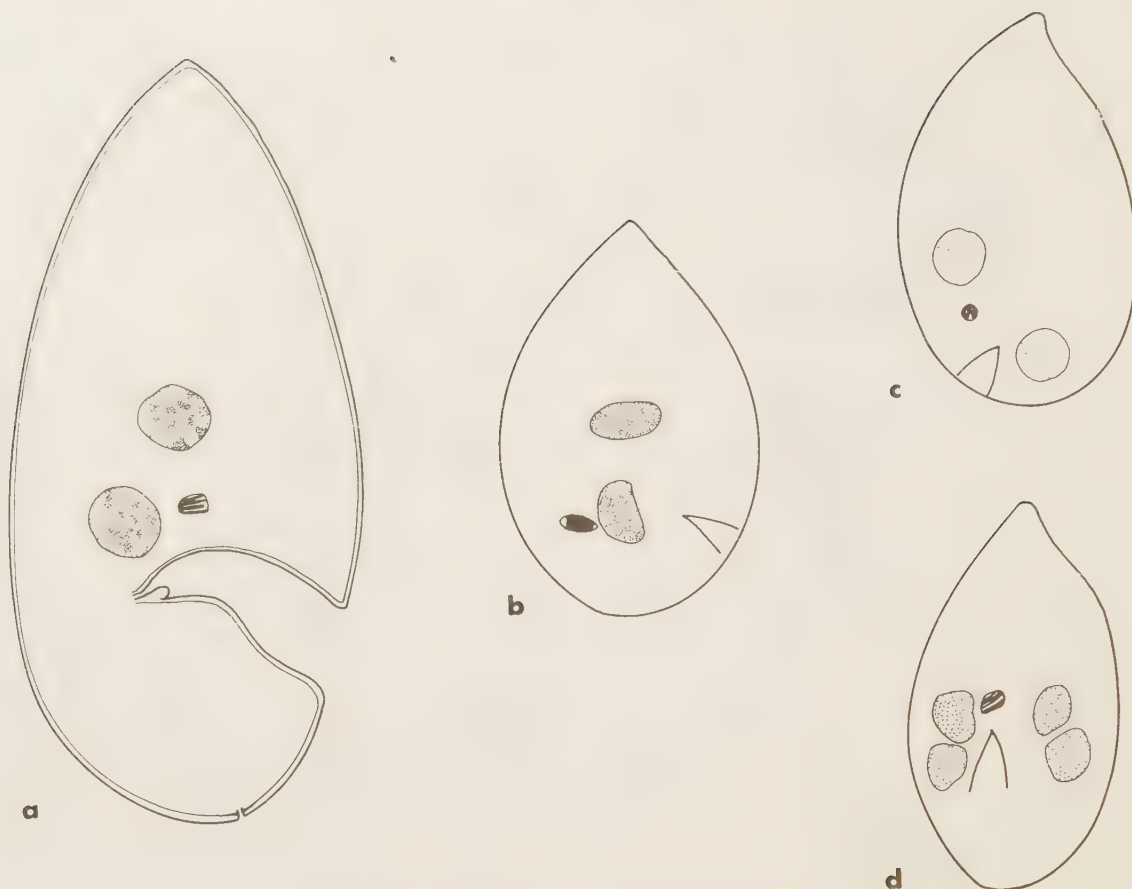


FIG. 10. — Ex-conjugants d'*Isotricha intestinalis* :

- a) 1 mi et 2 Ma à contenu très chromatique et à nucléoles; b) 1 mi et 2 Ma à contenu très chromatique; c) 1 mi et 2 Ma à contenu peu chromatique; d) 1 mi et 4 Ma. (a, $\times 1500$) (b, c, d, $\times 750$).

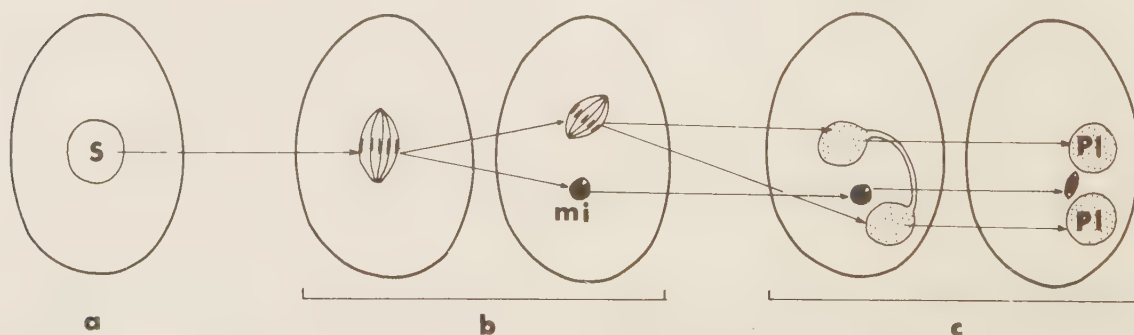


FIG. 11. — Dérivés du syncaryon chez *Isotricha* (d'après DOGIEL).

- a) syncaryon; b) première division, donnant 1 micronoyau et 1 noyau qui se divise ensuite; c) deuxième division: le micronoyau initial ne s'est pas divisé, l'autre noyau donne deux primordiums (Pl).
mi: micronoyau; Pl: primordium; S: syncaryon.

différences sont à noter entre les deux espèces. Chez *I. intestinalis* (fig. 13 a), la partie antérieure du macronoyau est reliée par de nom-

breuses fibres à la limite ecto-endoplasmique dorsale, alors que chez *I. prostoma* (fig. 13 b), il n'existe qu'un ou deux tractus seulement,

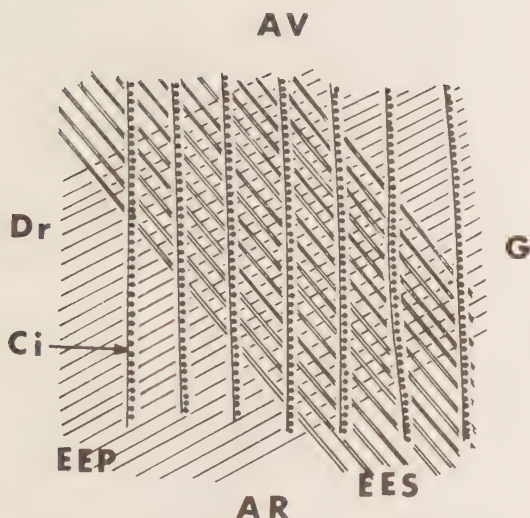


FIG. 12. — *Isotricha* : orientation des fibres de la limite ecto-endoplasmique.

AR : extrémité postérieure; AV : extrémité antérieure; Ci : cinéties; Dr : côté droit du Cilié; EEP : fibres profondes de la limite ecto-endoplasmique; EES : fibres superficielles de la limite ecto-endoplasmique; G : côté gauche du Cilié.

cependant que d'autres cordons réunissent le macronoyau aux fibres transversales du tiers antérieur de la cellule. Toutes ces fibres sont très argyrophiles, et elles sont colorables au bleu de bromophénol mercurique, ce qui indiquerait une constitution protidique.

b) Les fibres reliées aux cinétosomes :

En microscopie optique photonique, il est possible de distinguer de telles fibres dans deux régions de la cellule. Au pôle apical, des fibres rectilignes partent en éventail de la base des cils bordant la ligne de sécance antérieure des cinéties (fig. 13 et fig. 14 a et b). Dans la région vestibulaire, des fibres édifient un faisceau qui semble prolonger le vestibule vers l'intérieur de l'endoplasme (fig. 14 c et d). Ces fibres se colorent vivement au bleu de bromophénol mercurique, à l'hématoxyline de Delafield, et à l'argent selon les méthodes de Chatton et Lwoff ou de Rio-Hortega.

7°) Les autres inclusions :

a) L'appareil de Golgi ne peut être mis en évidence, ce qui sera confirmé par l'étude au microscope électronique.

b) Le chondriome est localisé immédiatement sous la limite ecto-endoplasmique, sur 3 μ d'épaisseur environ; cette zone est constituée de granules qui se colorent en rouge par la fuschine d'Altmann selon Küll ou avec post-chromisation, et en noir par l'hématoxyline de Regaud. Par contre, les colorants vitaux comme le vert Janus B ne les colorent pas, ce qui rejoint les observations de NOIROT-TIMOTHÉE sur les mitochondries des *Ophryoscolecidae*.

c) L'ergastoplasme est difficile à observer; par coloration à l'hématoxyline, on peut cependant remarquer la présence de petits filaments ou de granulations autour de l'appareil nucléaire, et dans la zone mitochondriale.

II. — Ciliature des individus interphasiques :

Le corps des *Isotricha* est entièrement couvert de cils de 10 à 12 μ de long, répartis sur des cinéties qui sont disposées d'une manière constante dans chaque espèce.

1°) *Isotricha intestinalis* :

a) Ciliature somatique :

On compte sur la face dorsale une centaine de cinéties longitudinales parallèles entre elles, dont une grande partie sont bipolaires, alors que les autres s'interrompent avant d'atteindre les extrémités de la cellule. Sur la face ventrale (fig. 15), la topographie de l'infra-ciliature est différente, du fait de la présence de l'ouverture vestibulaire. Une centaine de cinéties, droites et gauches, s'affrontent dans la partie antérieure du Cilié, en une ligne de sécance « préorale » (S1) qui se poursuit vers l'arrière en s'incurvant de la gauche vers la droite. L'extrémité antérieure de cette ligne de sécance est située exactement au pôle antérieur de la cellule, et elle sert de point de départ à une grande partie des cinéties dorsales. L'extrémité postérieure se situe au point de jonction des deux lèvres du vestibule. D'une façon générale, toutes les cinéties de cette face ventrale convergent à l'arrière vers le cytoprocte.

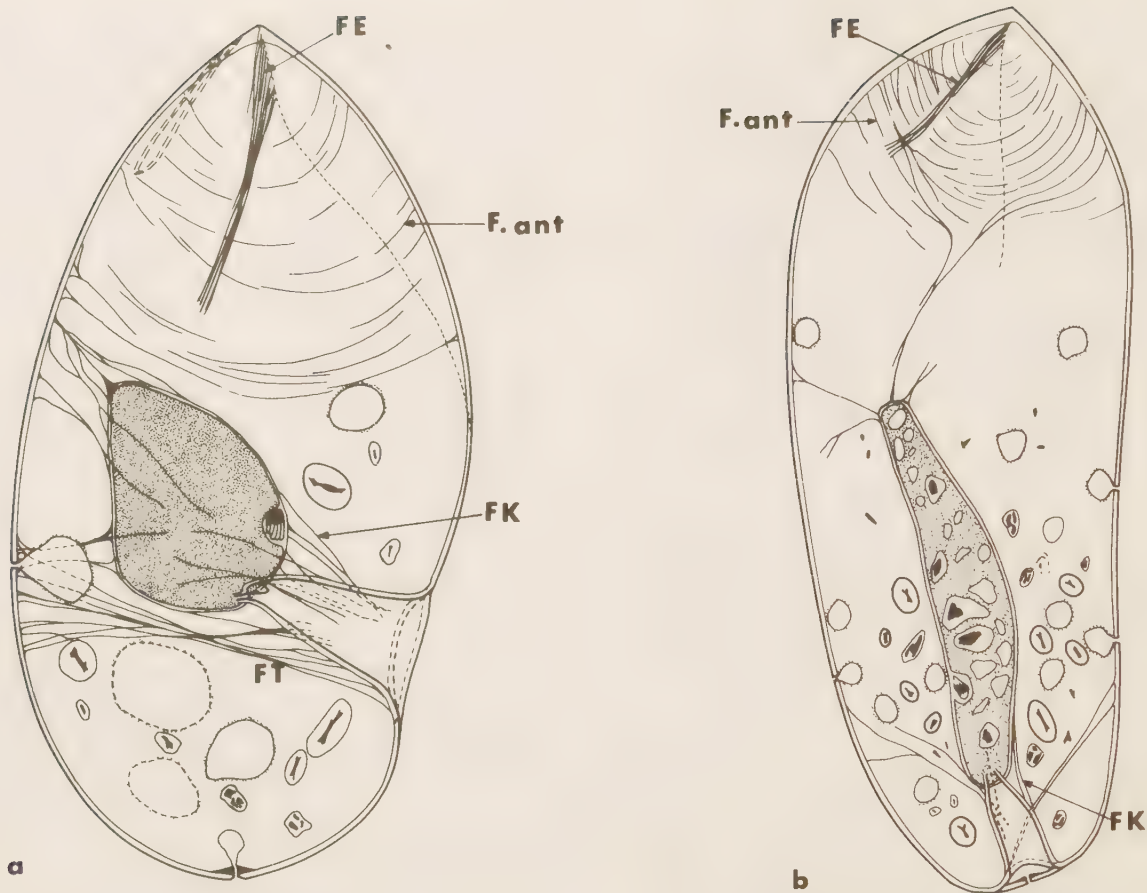


FIG. 13. — Organisation fibrillaire chez : a) *Isotricha intestinalis*; b) *Isotricha prostoma*.
 F. ant. : fibres antérieures dérivées de la limite ecto-endoplasmique; FE : fibres en éventail de la ligne de suture;
 FK : fibres du caryophore; FT : fibres transversales. (a, $\times 1\,000$) (b, $\times 700$).

b) Ciliature vestibulaire :

Le vestibule est limité par deux lèvres, l'une, droite, parallèle au grand axe du corps, l'autre, gauche, oblique, recouvrant l'extrémité antérieure de la lèvre droite. La ciliature de ces lèvres et du vestibule (fig. 16) mérite une attention particulière, car elle doit nous être utile, à la fois dans l'étude de la morphogénèse et dans la détermination de l'ordre auquel appartient *I. intestinalis*. A partir du pôle postérieur de la cellule, une vingtaine de cinéties arrivent très obliquement sur la lèvre droite, autour de laquelle elles s'incurvent pour pénétrer dans la cavité vestibulaire. Une trentaine de cinéties perpendiculaires aux cinéties somatiques, et formant avec elles une deuxième ligne de

sécance (S2), s'incurvent autour de la lèvre gauche en s'épaississant, puis s'amincissent en pénétrant dans le vestibule. Enfin, une quinzaine de stries ciliaires, issues du pôle postérieur pénètrent directement, après une légère inflexion, dans l'ouverture vestibulaire largement étalée. Ainsi, 65 cinéties environ pénètrent dans le vestibulum où elles se prolongent, en spirale, (sans toutefois garnir la zone du bourrelet longitudinal qui n'est pas cilié), jusqu'au fond de la cavité, au niveau du cytotome; celles venues de la lèvre droite suivent la paroi ventrale de l'invagination, obliquement par rapport à l'axe de celle-ci; dix-huit des courtes cinéties nées sur la lèvre gauche se réfléchissent perpendiculairement à celle-ci pour passer sur la face interne du feuillet recouvrant, puis elles

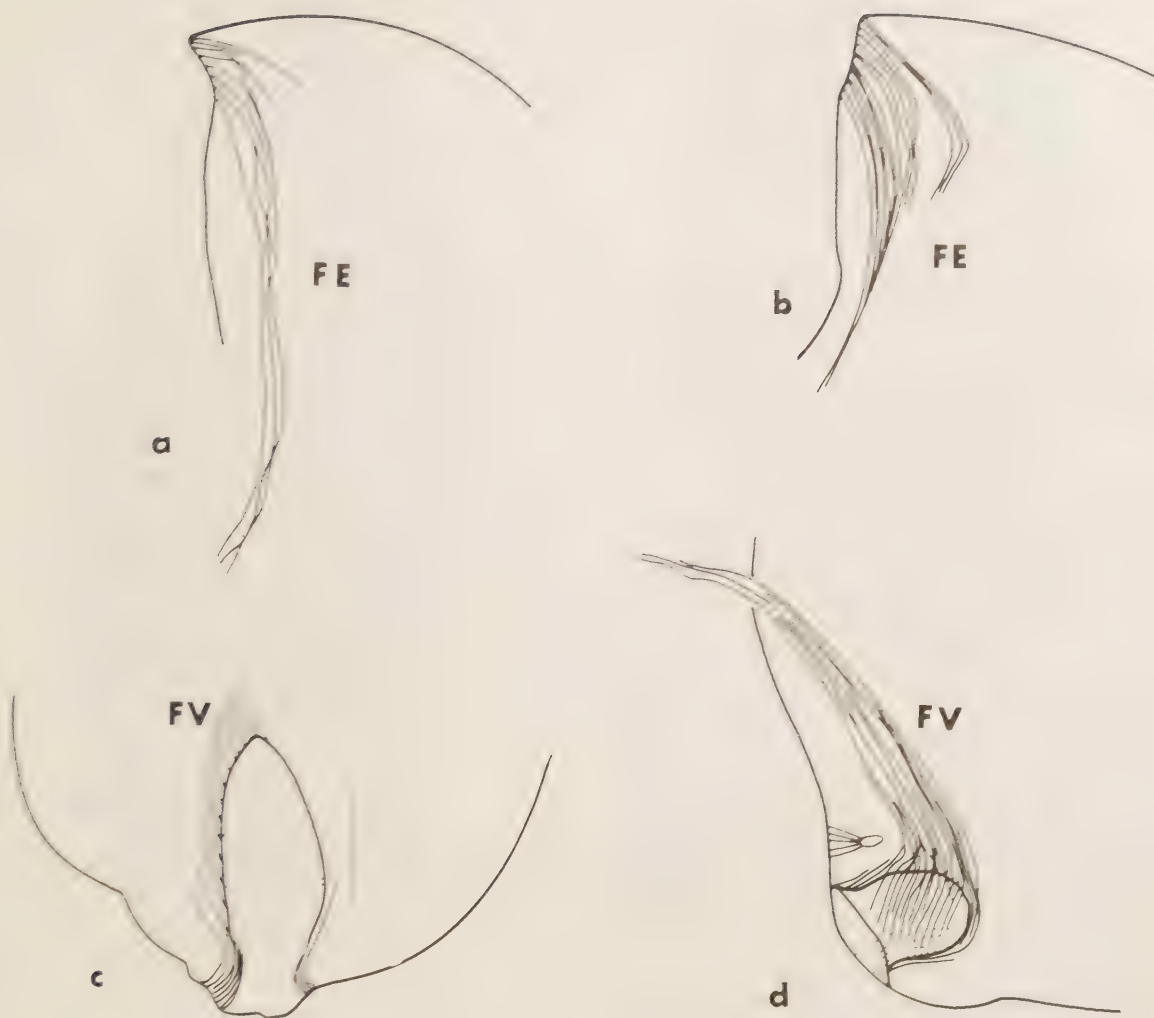


FIG. 14. — *Isotricha* : fibres issues des cinétosomes :

a) *I. intestinalis* : région antérieure; b) *I. prostoma* : région antérieure; c) *I. intestinalis* : région vestibulaire; d) *I. prostoma* : région vestibulaire.

FE : fibres en éventail; FV : fibres issues des cinétosomes des cils vestibulaires.

butent contre la paroi antérieure gauche de l'invagination, et se recourbent pour venir tapisser la paroi latérale gauche. Les autres courtes cinéties partant de la lèvre gauche s'infléchissent directement pour suivre une partie de la paroi dorsale du vestibule. Enfin, les cinéties issues du pôle postérieur pénètrent par la partie élargie de l'ouverture, et se prolongent sur la paroi dorsale de l'invagination où elles deviennent parallèles aux autres cinéties.

2°) *Isotricha prostoma* :

a) *Ciliature somatique* :

Elle est du même type que celle d'*I. intestinalis*. Sur la face dorsale, on compte une centaine de cinéties longitudinales, parallèles entre elles, certaines bipolaires, les autres s'interrompant à mesure que le corps se rétrécit aux extrémités. Sur la face ventrale (fig. 17), les

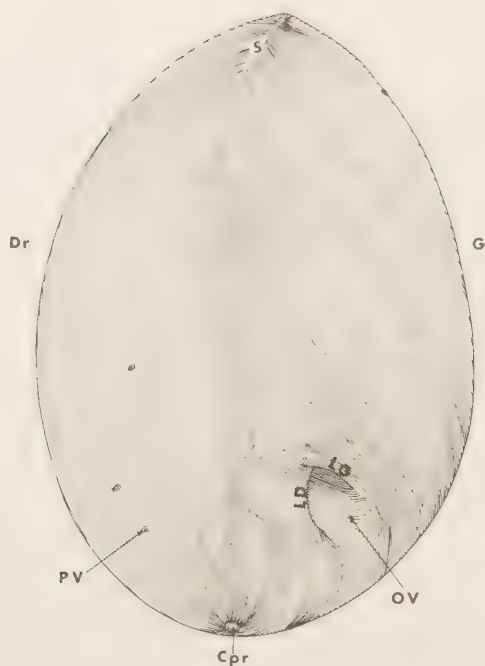


FIG. 15. — *Isotricha intestinalis* :
ciliature de la face ventrale.

Cpr: cytoprocte; Dr: côté droit; G: côté gauche;
LD: lèvre droite du vestibule; LG: lèvre gauche;
OV: ouverture vestibulaire; PV: pore de vacuole
contractile; S: ligne de sécance préorale. (× 500).

cinéties sont également au nombre d'une centaine. Elles convergent vers une ligne de sécance « préorale » (S1) particulièrement nette dans la région antérieure, et dont l'extrémité postérieure se trouve immédiatement au-dessus de la jonction des deux lèvres du vestibule (fig. 18). Dans la partie moyenne de la cellule, la ligne de sécance est moins nette, les cinéties droites et gauches ayant une direction parallèle.

b) Ciliature vestibulaire (fig. 6 et 19) :

Le vestibule, déporté sur la face ventrale du côté gauche, est garni sur toute sa longueur de cinéties spiralées. Les unes, partant du pôle antapical, au nombre d'une dizaine, tapissent la paroi dorsale du vestibule. Les cinéties gauches (une dizaine) naissent obliquement par rapport aux cinéties somatiques voisines, formant avec elles une deuxième ligne de sécance S2, et elles se recourbent autour de la lèvre gauche pour former la ciliature de la paroi latérale gauche du vestibule. Les cinéties droites naissent aussi, pour la plupart, obliquement par rapport aux cinéties somatiques droites, constituant une

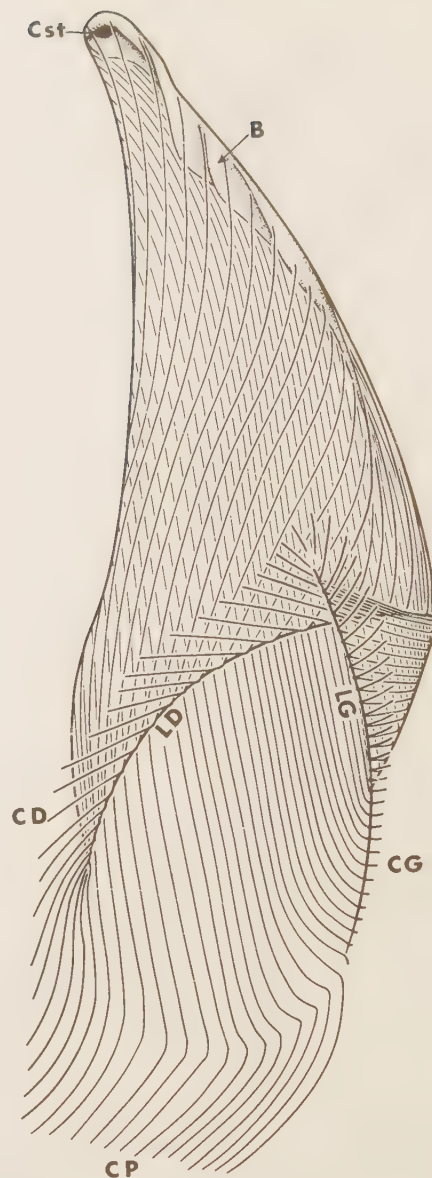


FIG. 16. — *Isotricha intestinalis* :
ciliature du vestibule.

B: bourrelet longitudinal non cilié; CD: cinéties de la lèvre droite; CG: cinéties de la lèvre gauche;
CP: cinéties issues du pôle postérieur; Cst: cytostome;
LD: lèvre droite; LG: lèvre gauche.

sorte de champ ciliaire droit. Certaines d'entre elles, les plus antérieures (une dizaine environ) ne pénètrent pas dans le vestibule. Les autres, par contre, entrent dans la cavité et forment la ciliature de la paroi latérale droite et ventrale du vestibule; elles viennent buter sur le bourrelet longitudinal non cilié (fig. 6).

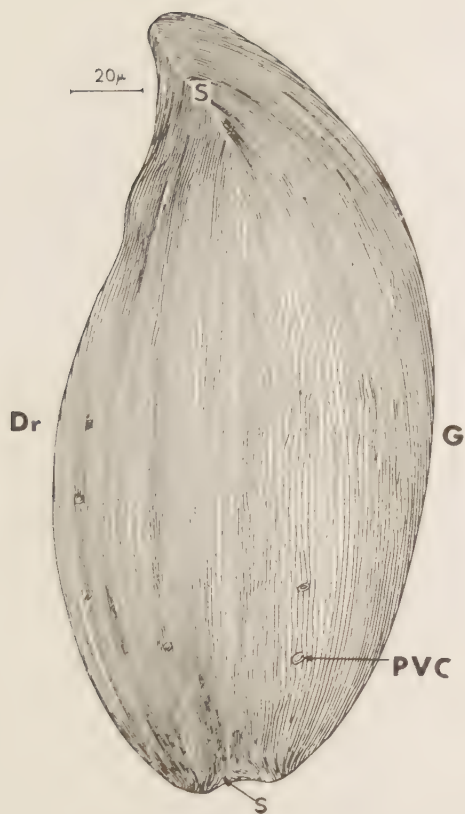


FIG. 17. — *Isotricha prostoma* :
ciliature de la face ventrale.

Dr : côté droit; G : côté gauche; PVC : pore de vacuole contractile; S : ligne de sécance préorale.

3°) La ciliature de la crête aborale :

Cette zone a été appelée « afterspalte » par SCHUBERG (1888) et STEIN (1859 a), « anal split » par BECKER et TALBOTT (1927). En fait, seul le terme de « crête aborale » convient, car il n'y a pas d'anūs ou de cytoprocte à ce niveau. C'est le siège de la désorganisation de 2 ou 3 cinéties somatiques; leurs cinétosomes, très nombreux, sont dispersés tout le long de la crête (fig. 20 a), ou bien ils sont réorganisés en de petites lignes obliques (fig. 20 b). Cinq ou six des cinéties qui longent cette zone du côté gauche se tassent les unes contre les autres, en même temps que leurs cinétosomes se multiplient, tout en restant ordonnés. Nous avons trouvé la g n se de cette organisation particuli re des cin tosomes lors de la division du Cili ; nous en reparlerons donc dans ce chapitre. Le r le de la cr te aborale

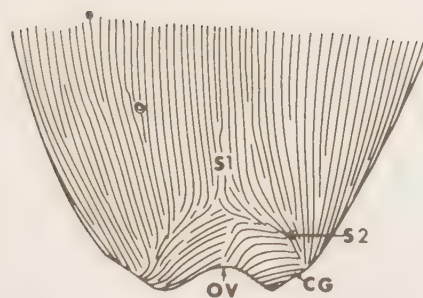


FIG. 18. — *Isotricha prostoma* :
extr mit  post rieure de la face ventrale.

CG : cin ties vestibulaires gauches; OV : ouverture vestibulaire; S1 : ligne de s cance pr orale; S2 : ligne de s cance entre cin ties somatiques et cin ties vestibulaires gauches.

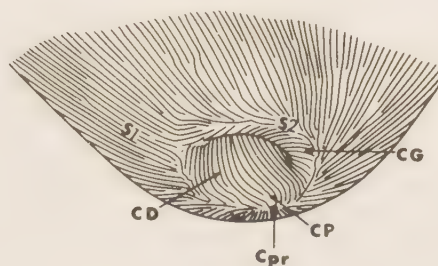


FIG. 19. — *Isotricha prostoma* :

vue ventro-lat rale gauche de l'ouverture vestibulaire. CD : cin ties droites; CG : cin ties gauches; CP : cin ties post rieures; Cpr : cytoprocte; S1 : ligne de s cance pr orale; S2 : ligne de s cance entre CG et cin ties somatiques.

reste ind termin ; les cils y ont une longueur normale; seule l'argyrophilie y est plus prononc e, mais elle s'explique si on consid re le grand nombre des cin tosomes et le rapprochement des cin ties gauches. Nous n'avons pas remarqu  que le Cili  puisse se fixer par cette zone, ce qui  loigne l'id e d'une aire thigmotactique.

4°) Rapports entre les deux esp ces :

Nous remarquons que les deux esp ces sont organis es sur le m me type fondamental, les seules diff rences notables portant d'une part, sur la position du vestibule, d'autre part, sur la ligne de s cance (S2) qui, courte chez *I. intestinalis*, se prolonge jusqu'au p le post rieur chez *I. prostoma*.

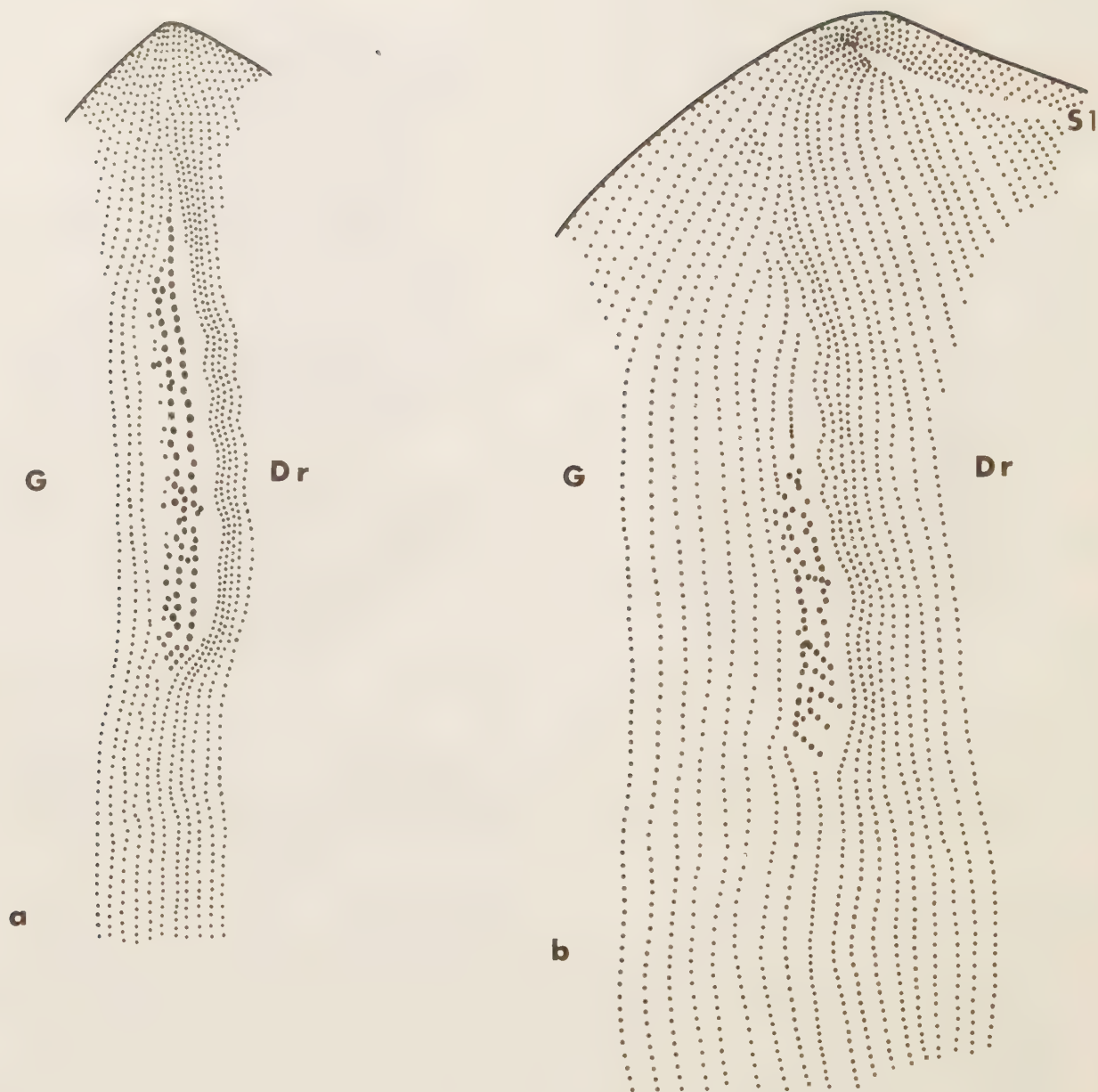


FIG. 20. — *Isotricha intestinalis* : ciliature de la crête aborale :
a) cinétosomes dispersés; b) réorganisation des cinétosomes en bandes transversales.
Dr : côté droit; G : côté gauche; S1 : ligne de sécance antérieure.

III. — Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division :

1°) Chez *Isotricha intestinalis* :

Au début de la division, les cinéties se coupent dans un plan équatorial sur la face dorsale

(fig. 21). Par contre, sur la face ventrale, la ligne de rupture (R) s'incurve vers l'arrière et elle vient contourner l'ouverture du vestibule (fig. 22 a). Dès ce moment, la cellule est divisée en deux parties inégales. C'est alors que se produit une nouvelle rupture de cinéties (S3) qui part de la ligne d'interruption des stries ciliaires

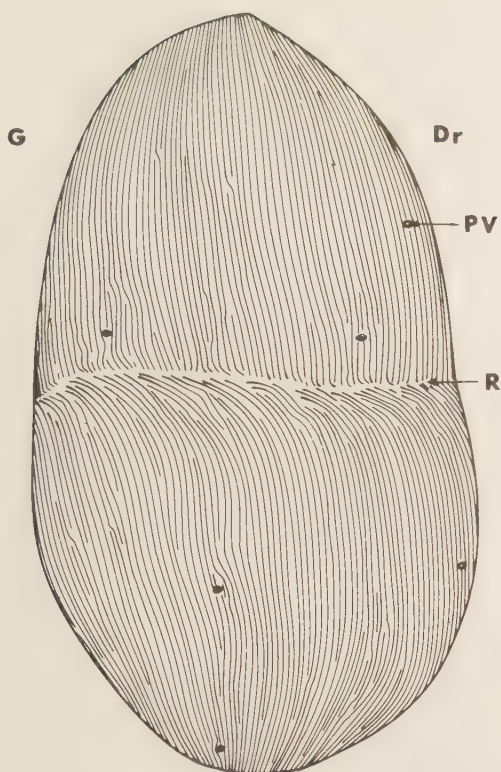


FIG. 21. — Division d'*Isotricha intestinalis* : face dorsale. Dr : côté droit; G : côté gauche; PV : pore de vacuole contractile; R : ligne de rupture des cinéties. (× 670).

sur le côté gauche de la cellule, et se dirige vers le cytoprocte (fig. 22 b). Cette ligne de scission intéresse environ une trentaine de cinéties. En même temps, le sillon de séparation entre les deux futurs individus-fils s'approfondit, tendant à séparer proter et opisthe. Sur la face ventrale de l'opisthe se succèdent alors les faits suivants :

- les cinéties comprises entre les deux lignes de rupture (R et S 3) s'allongent et s'infléchissent, formant une sorte de champ gauche légèrement déprimé (fig. 23 a).
- la partie antérieure de la paroi de la face ventrale s'invagine et entraîne avec elle les différentes cinéties, c'est-à-dire : a) celles du champ gauche qui deviennent alors les cinéties vestibulaires partant de la lèvre gauche, et qui, presque totalement « absorbées » par l'invagination, laissent à l'extérieur du vestibule une courte partie tapissant la lèvre gauche; b) les cinéties médianes partant du pôle postérieur, qui plongent dans le vesti-

bule, et en forment la ciliature dorsale; c) une dizaine de cinéties droites qui se replient toutes autour de la lèvre droite et forment la ciliature vestibulaire droite et ventrale.

- la ligne de rupture (S 3) devient, pour l'opisthe, la ligne de sécance entre cinéties de la lèvre gauche et cinéties somatiques, donc l'équivalent de la ligne (S 2) du proter. Le proter et l'opisthe s'individualisent (fig. 23 b). L'ancien vestibule migre vers l'avant et se soulève au-dessus de l'opisthe; il devient le vestibule du proter, cependant que le sillon de séparation s'accroît, et que les parties antérieures droite et gauche de l'opisthe se rejoignent; ceci provoque l'affrontement des cinéties somatiques et la formation de la ligne de sécance « préorale » (S 1) de l'opisthe. Les cinéties intéressées par S 1 sont celles du côté gauche qui n'ont pas été touchées par S 3, et celles du côté droit qui n'ont pas été entraînées dans l'invagination vestibulaire, ainsi qu'une partie des cinéties dorsales. La séparation totale s'achève rapidement. Le proter a pratiquement déjà repris la forme de l'individu intercinétique avant la séparation totale. L'opisthe, par contre, plus arrondi, s'allongera ultérieurement pour prendre la forme définitive. Pendant les deux heures que dure cette division, le Cilié ne cesse pas de nager, et le vestibule du tomonte reste apparent et fonctionnel.

Nous pouvons d'ores et déjà signaler que, chez *I. intestinalis*, les extrémités antérieures de certaines cinéties somatiques participent à la formation de la ciliature vestibulaire sans avoir subi de modifications; nous sommes donc en présence d'une morphogénèse vestibulaire de type trichostomien, telle que la définit FAURÉ-FRÉMIET (1963 a). D'autre part, le fait que l'ancien vestibule devienne le vestibule d'une des deux cellules-filles indique que celle-ci est le proter, et que l'orientation que nous avons donnée au Cilié au début de sa description est convenable.

2°) Chez *Isotricha prostoma* :

Sur la face ventrale, les cinéties participant à la ciliature vestibulaire s'allongent et repoussent le vestibule vers l'avant. La division dé-



FIG. 22. — Division d'*Isotricha intestinalis* : face ventrale;

a) rupture des cinéties en arrière du vestibule; b) apparition d'une ligne de sécance latérale (S3) sur l'opisthe. R : rupture des cinéties; S1 : ligne de suture préorale (proter); S2 : deuxième ligne de sécance sur le proter. (a, $\times 850$) (b, $\times 800$).

bute par une coupure des cinéties dans un plan équatorial sur la face dorsale (fig. 24 a). Sur la face ventrale (fig. 24 b), la ligne de rupture (R) vient, à l'arrière, contourner le vestibule, isolant ainsi, en un champ vestibulaire sur le futur opisthe, une portion des cinéties qui s'étaient précédemment allongées. De même, la ligne de sécance (S 2) du Cilié se trouve coupée en deux tronçons, le tronçon postérieur étant appelé S 3. Les cinéties du champ vestibulaire sont entraînées dans une invagination qui se produit immédiatement en-dessous de l'ancien vestibule, pendant que le sillon de séparation se creuse, et que l'ancien vestibule se soulève au-dessus

de la surface du Cilié (fig. 25 a). Cette invagination de la paroi donne naissance au vestibule de l'opisthe (fig. 25 b); là, les cinéties entraînées se répartissent dans la cavité : a) les cinéties médianes (une quinzaine) entrent directement dans le vestibule par sa partie postérieure largement ouverte; b) les cinéties droites (une vingtaine) se replient, à l'exception des plus antérieures, autour de la lèvre droite, et elles viennent constituer la ciliature vestibulaire droite.

Le vestibule du proter, en se soulevant au-dessus de l'opisthe et en migrant vers l'avant, et le sillon de séparation qui devient de plus en

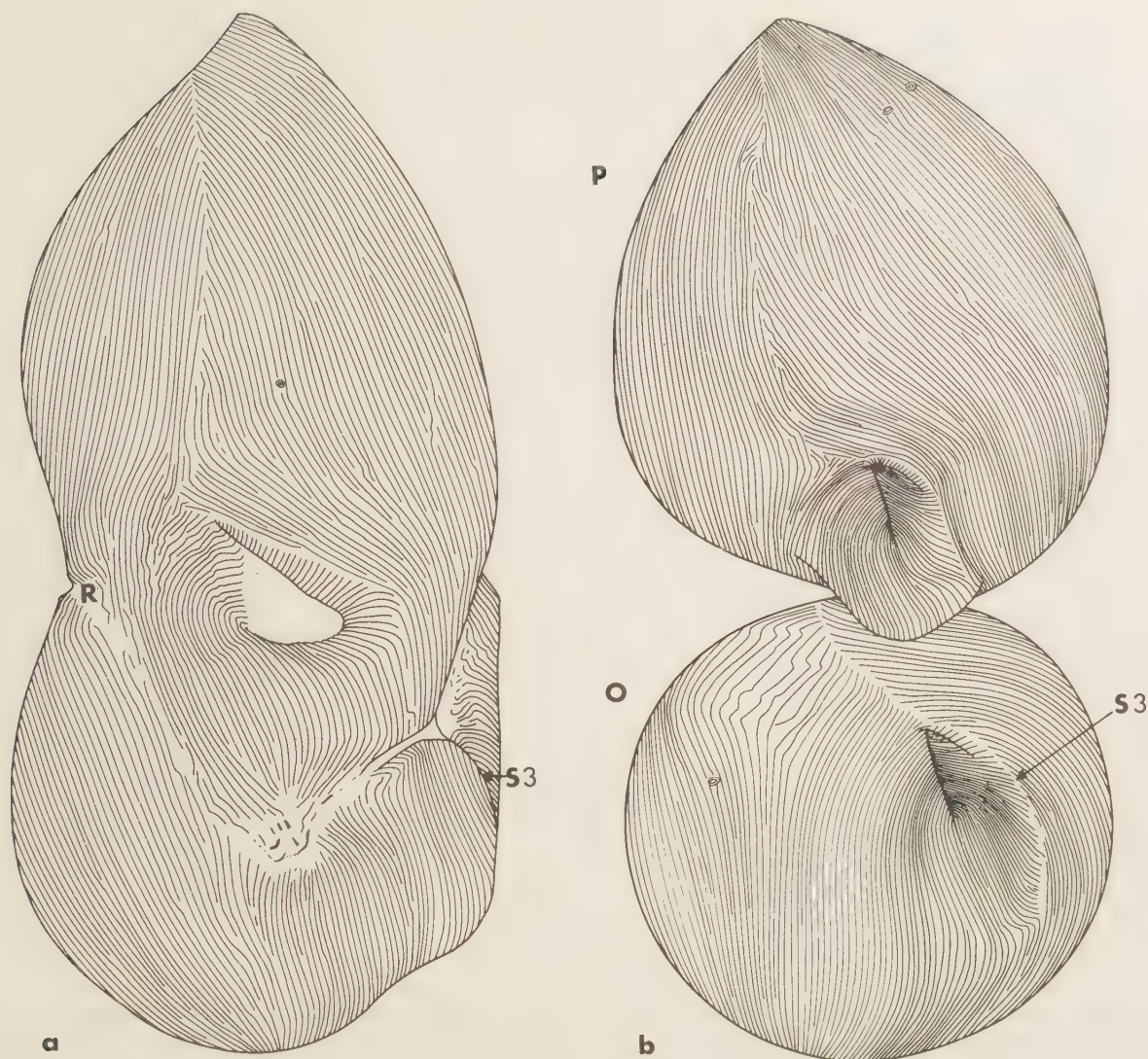


FIG. 23. — Division d'*Isotricha intestinalis* : face ventrale (suite);

a) stade plus avancé avec approfondissement du sillon «équatorial», et début d'invagination du vestibule de l'opisthe; b) stade terminal: les deux individus-fils sont sur le point de se séparer; l'invagination vestibulaire sur l'opisthe est pratiquement terminée.

(Même légende que sur la figure 24) + O : opisthe; P : proter. (a, b, $\times 950$).

plus profond, contribuent à rapprocher les parties antérieures droite et gauche de l'opisthe, dont les cinéties viennent alors s'affronter selon une ligne de sécance antérieure, équivalente à S1 du proter; le grand axe de l'opisthe est alors oblique par rapport à celui du proter (fig. 26 a). L'opisthe s'allonge, et sa forme devient celle d'un individu intercinétique (fig. 26 b). Les deux macronoyaux-fils, longtemps rattachés encore par un cordon, se séparent enfin, et, après

un certain temps, reprennent chez les deux individus-fils l'aspect normal.

Ainsi, chez *Isotricha prostoma*, ce sont aussi les extrémités antérieures de certaines cinéties somatiques qui pénètrent dans le vestibule, ce qui confirme le caractère trichostomien de l'espèce. En outre, si l'on en juge par le mode de division, l'orientation est conforme à celle que nous avons adoptée.

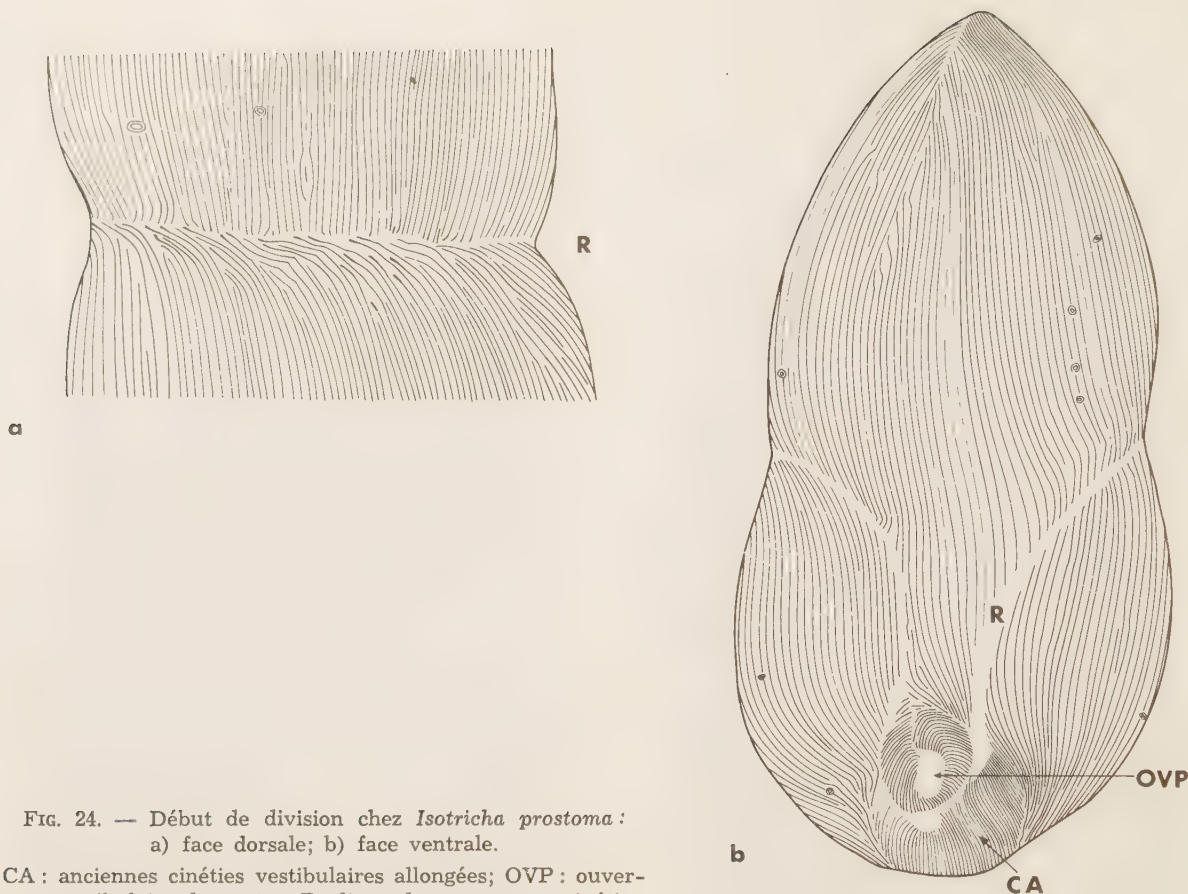


FIG. 24. — Début de division chez *Isotricha prostoma* :

a) face dorsale; b) face ventrale.

CA : anciennes cinéties vestibulaires allongées; OVP : ouverture vestibulaire du proter; R : ligne de rupture des cinéties. (b, $\times 700$).

3°) Rapports entre les deux espèces :

Bien que les deux espèces subissent donc le même processus général de division et de morphogénèse (rupture des cinéties somatiques en arrière de l'ouverture du vestibule et formation du nouveau vestibulum par une invagination entraînant des cinéties somatiques de l'opisthe), il faut cependant noter des différences : a) S 2 ne se prolonge pas jusqu'au pôle postérieur chez *I. intestinalis*, ce qui est compensé par l'apparition de S 3 sur l'opisthe, isolant une partie des futures cinéties vestibulaires; b) S 2 se prolonge jusqu'au pôle postérieur chez *I. prostoma*; S 3 n'est alors qu'un tronçon de S 2 séparé par la ligne de rupture R; donc il n'y a pas d'apparition de ligne de sécance nouvelle isolant des cinéties vestibulaires. Nous reviendrons dans la troisième partie de cette étude sur les significations possibles de ces différences entre les deux espèces.

4°) Remarques :

a) La ligne de sécance antérieure des cinéties est formée à la suite de la migration qu'effectue le vestibule ancien vers l'avant, ce qui laisse sur l'opisthe un sillon qui se réduit progressivement par le rapprochement des parties antérieures droite et gauche de l'opisthe. Cette ligne de sécance des cinéties est donc une ligne de suture pour la cellule.

b) Il faut signaler que nous avons parfois trouvé des monstres. Ils sont formés à partir d'un individu normal subissant une division anormale, incomplète, pendant laquelle les cinéties se coupent et se disposent d'une manière empirique (fig. 27). Pour s'en tenir aux espèces parasites, rappelons que KRASCHENNINIKOV (1959) a signalé de tels cas chez *Balantidium coli* et *B. caviae* (?).

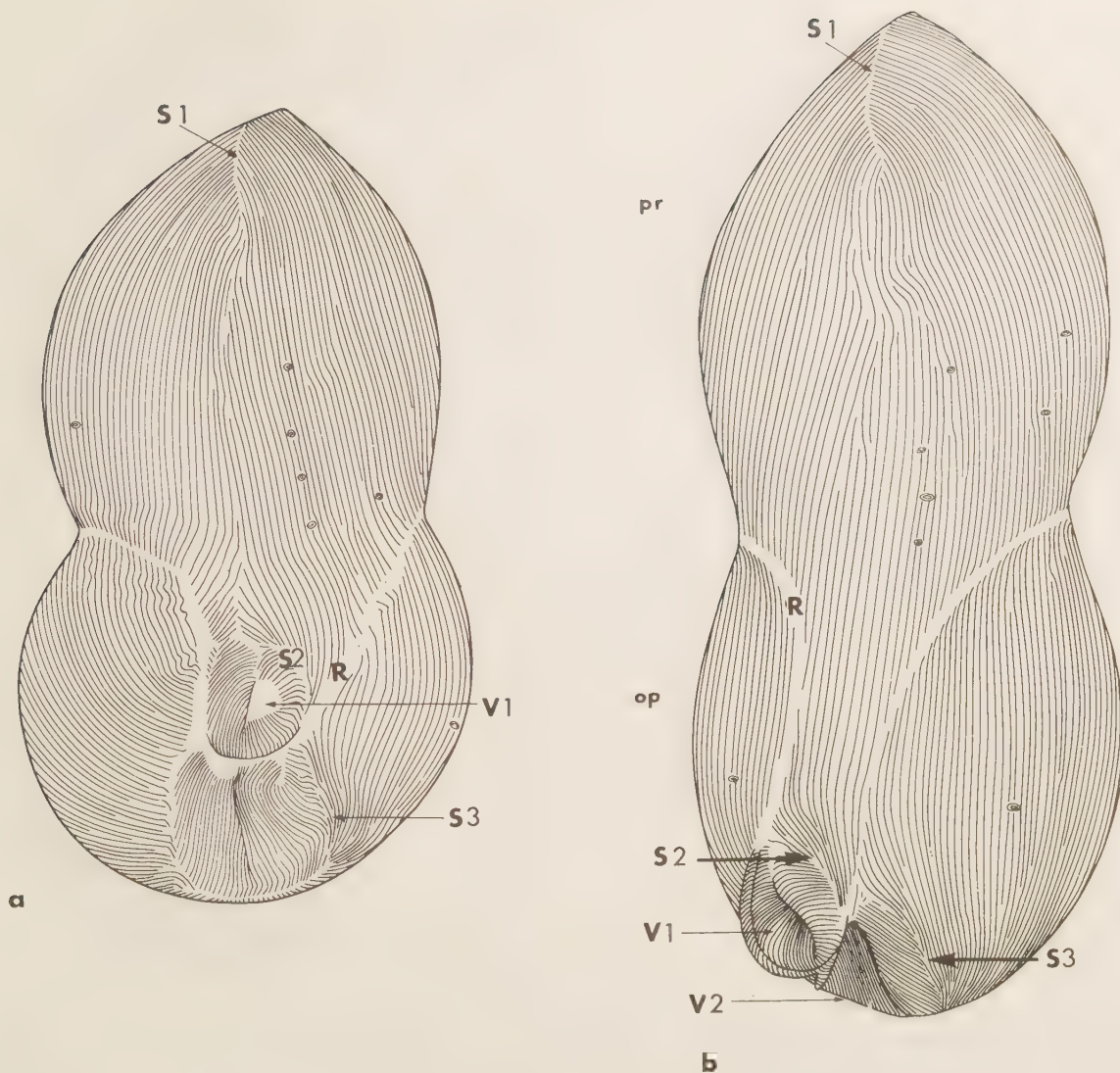


FIG. 25. — Division d'*Isotricha prostoma* :

a) début d'invagination du vestibule de l'opisthe; b) fin d'invagination de ce vestibule.

op : opisthe; pr : proter; R : ligne de rupture des cinéties; S1 : ligne de suture préorale du proter; S2 : ligne de suture entre cinéties vestibulaires gauches et cinéties somatiques sur le proter; S3 : partie de S2 isolée par la ligne de rupture R; V1 : vestibule du proter; V2 : vestibule de l'opisthe. (a, $\times 650$) (b, $\times 800$).

c) Le bourrelet vestibulaire, non cilié, semble, chez les deux espèces, partir de la jonction des deux lèvres du vestibule; il doit être formé par l'invagination d'une partie non ciliée de la paroi, située à l'avant du champ vestibulaire de l'opisthe, sur laquelle les cinéties ne s'accroissent pas.

d) Il ne semble pas logique de continuer à appeler *I. prostoma* un Cilié qui possède un

vestibule postérieur. D'autre part, les deux noms d'espèces d'*Isotricha* ne sont pas choisis en partant du même critère; l'un, « *intestinalis* », introduit la notion de lieu de vie; l'autre, « *prostoma* », la notion de position du vestibule. Pourtant les règles données par le Code International de Nomenclature Zoologique (1961) ne nous permettent pas de changer les noms d'espèce (Art. 18) pour cause d'impropriété.

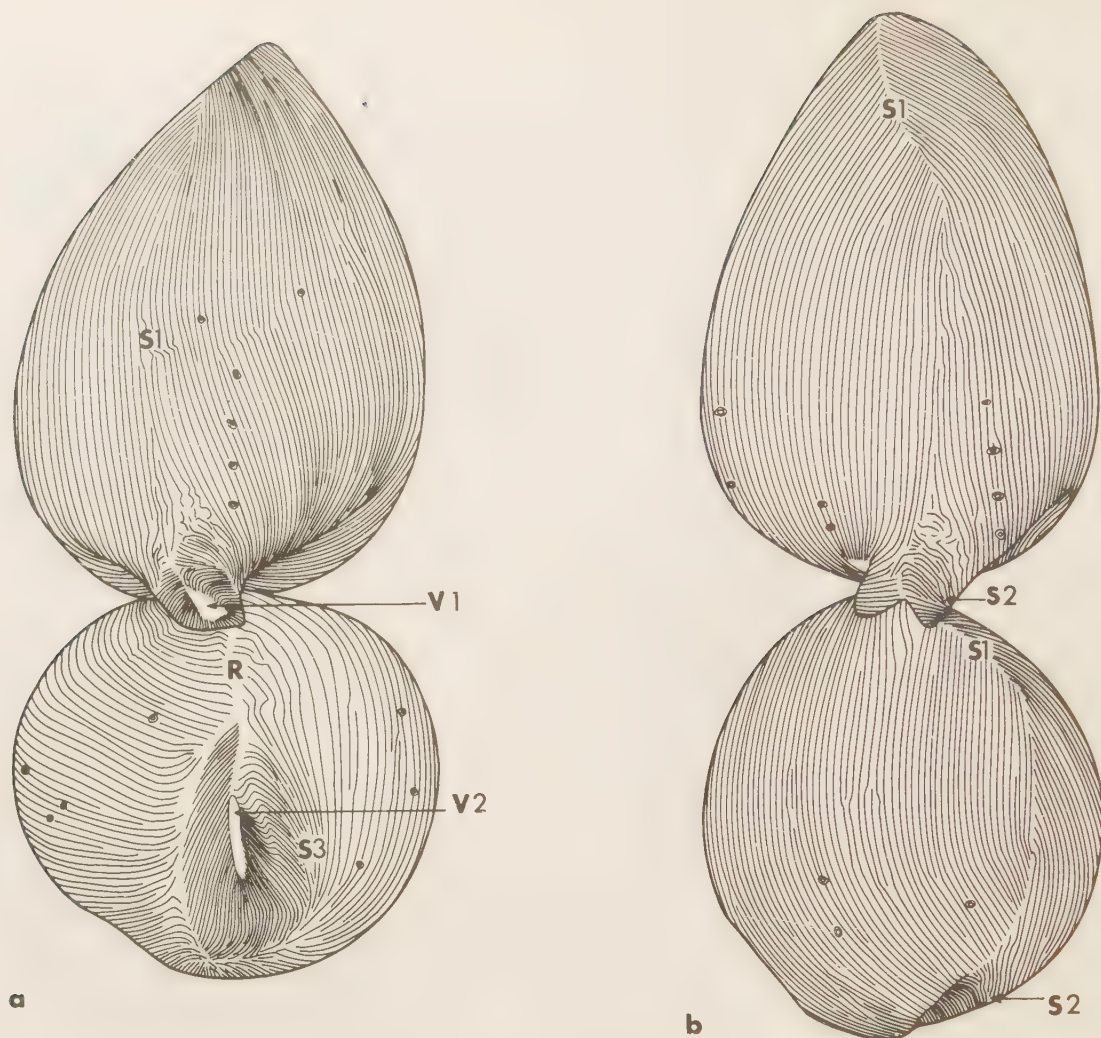


FIG. 26. — Fin de la division d'*Isotricha prostoma* (face ventrale) :

a) début de séparation des deux individus-fils; b) régularisation de la forme de l'opisthe.

R : ligne de rupture des cinéties (R équivalent de S1); S1 : ligne de sécance préorale du proter; S2 : ligne de sécance entre cinéties vestibulaires gauches et cinéties somatiques sur le proter; S3 : partie de S2 isolée par R, devenue l'homologue de S2 pour l'opisthe; V1 : vestibule du proter; V2 : vestibule de l'opisthe. (a, b, $\times 700$).



FIG. 27. — *Isotricha prostoma* : monstre (face ventrale, zone équatoriale).

Noter la disposition désordonnée des cinéties.

C) LE GENRE DASYTRICHA SCHUBERG, 1888

Ce genre comprend deux espèces, dont l'une, *D. ruminantium* SCHUBERG, 1888, est la plus couramment rencontrée. SCHUBERG la sépare des espèces du genre *Isotricha* par les caractères suivants : la « bouche » toujours en position terminale, l'absence de caryophore, une seule vacuole contractile, près de la « bouche », corps petit (30 à 40 μ de long). L'espèce *D. ruminantium* a été rencontrée dans le rumen et le reti-

culum des Ovins et des Bovins de France, chez le Dromadaire, l'Antilope et chez *Giraffa camelopardalis* L. [NOIROT-TIMOTHÉE (1963)].

I. — Organisation générale (fig. 28) :

D. ruminantium est un Infusoire entièrement cilié, qui se déplace par une nage hélicoïdale, le vestibule buccal tourné vers l'arrière. L'extrémité postérieure est plus arrondie que l'extrémité antérieure, pointue, le Cilié ayant la forme d'un œuf. La cellule mesure de 35 à 60 μ de long sur 20 à 40 μ de large. Elle est légèrement aplatie dorso-ventralement, beaucoup moins cependant que chez les *Isotricha*. Là encore, contrairement à de nombreux auteurs qui considèrent que l'extrémité antérieure est celle où se trouve le vestibule, nous tenons pour antérieure l'extrémité opposée au vestibule. Des colorations au rouge neutre sur le vivant révèlent l'existence de trois sortes d'orifices : l'ouverture du vestibule à l'arrière, les 3 ou 4 pores de la vacuole contractile unique, situés sur la droite de l'ouverture vestibulaire à la partie postérieure, le cytoprocte rond, de 1,5 μ de diamètre situé à la partie terminale de la cellule, en arrière du vestibule.

1°) *Le cytoplasme* comprend un ectoplasme et un endoplasme, séparés par une limite fibrillaire semblable à celle des *Isotricha*. L'ectoplasme est mince, homogène, et contient les nombreux cinétosomes; plus étroit dans la région antérieure, il mesure partout ailleurs 1,5 à 2 μ d'épaisseur, et il présente une dépression au niveau des pores de la vacuole contractile; il s'enfonce avec le vestibule dont il forme la paroi. L'endoplasme, assez homogène, comprend une zone granulaire située immédiatement sous la limite ecto-endoplasmique, zone qui se colore à la fuschine d'Altmann, et qui contient des mitochondries; son épaisseur est variable; elle mesure 3 μ à l'avant, 1 μ latéralement, et est pratiquement nulle à l'arrière. Le reste de l'endoplasme contient de nombreuses inclusions.

2°) *Les vacuoles* :

À l'extrémité du court cytopharynx qui fait suite au vestibule, se forment des vacuoles ali-

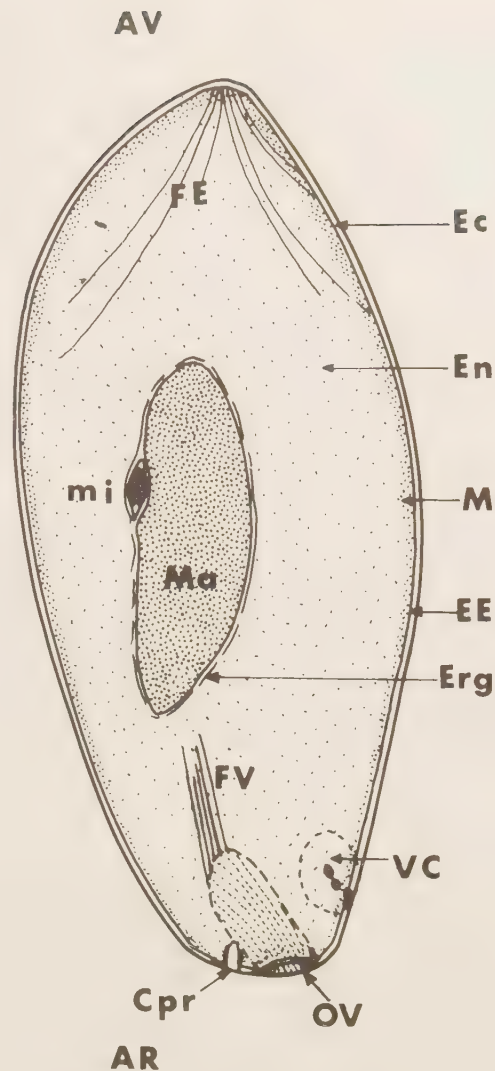


FIG. 28. — *Dasytricha ruminantium* : organisation générale.

AR : extrémité postérieure; AV : extrémité antérieure; Cpr : cytoprocte; Ec : ectoplasme; EE : limite ecto-endoplasmique; En : endoplasme; Erg : ergastoplasme; FE : fibres antérieures; FV : fibres issues des cinétosomes vestibulaires; M : mitochondries; Ma : macronoyau; mi : micronoyau; OV : ouverture vestibulaire; VC : vacuole contractile. ($\times 1900$).

mentaires qui vont se disperser dans le cytoplasme, avant de se vider à l'extérieur par le court canal du cytoprocte (2 μ) (fig. 29). Il existe, à l'arrière de la cellule, une seule vacuole contractile munie de 2 à 4 pores circulaires situés dans une faible dépression, à la droite de l'ouverture vestibulaire.



FIG. 29. — *Dasytricha ruminantium* :
coupe longitudinale de l'extrémité postérieure.
Cpr : cytoproct; V : vestibule;
VA : vacuole alimentaire.

3°) Les réserves :

Les colorations spécifiques des glucides permettent de déceler les réserves sous la forme de petites navettes analogues à celles décrites chez *Isotricha*; FORSYTH et HIRST (1953) ont montré qu'il s'agit là aussi, d' α -amylopectine. Cependant nous n'avons jamais retrouvé de grains d'amidon.

4°) « L'appareil digestif » :

Nous avons vu qu'il est constitué par un vestibule situé à l'arrière de la cellule, légèrement déporté sur la face ventrale (ainsi appelée par convention); son diamètre est de 5μ environ, sa profondeur de 10μ ; il est cilié uniquement du côté ventral gauche. A sa suite se trouve un court cytopharynx. Le cytoproct est voisin du vestibule, dorsal par rapport à celui-ci (fig. 37).

5°) L'appareil nucléaire :

a) Au repos (fig. 28) :

Le macronoyau, de forme allongée, est arrondi à ses extrémités. Il mesure de 16 à 18μ de long, sur 8 à 9μ de large. Son contenu chromatique est finement granulaire, d'aspect homogène. Chez certains individus, le macronoyau présente deux grosses vacuoles terminales qui peuvent contenir ou non des granulations non identifiées (fig. 32 a). Souvent, on trouve de nombreux petits nucléoles colorables en rouge par le vert de méthyle-pyronine, et non colorés par le réactif de Schiff (fig. 32 b), et des grains

de chromatine un peu plus gros, colorés en vert par le vert de méthyle-pyronine, et en rouge par le réactif de Schiff. Parfois, le macronoyau se courbe et s'allonge, enserrant le micronoyau, sans aucun signe de division (fig. 32 c). Ces images peuvent être considérées comme de simples variations du type normal, sans aucune liaison avec un quelconque phénomène de reproduction. Dans une note préliminaire (1963 b), nous avons cru pouvoir établir un rapport entre ces figures et celles montrant des ex-conjugants. Il semble que ce rapport puisse ne pas exister.

Le micronoyau est accolé au macronoyau, soit à une de ses extrémités, soit en son milieu, dans une dépression de celui-ci. De 2 à 4μ de longueur, il est généralement fusiforme. Une fine couche d'ergastoplasme entoure l'appareil nucléaire.

b) Lors de la division (fig. 30) :

Macronoyau et micronoyau s'allongent; comme chez *Isotricha*, le macronoyau prend un aspect filamenteux. Le contenu chromatique du micronoyau se répartit à ses deux extrémités renflées, où peuvent parfois être distingués 4 courts chromosomes composés trapus. Les deux micronoyaux se séparent rapidement, avant les deux macronoyaux. Proter et opisthe s'isolent, et ne reprennent parfois la forme normale que tardivement, gardant même une forme « monstrueuse » (fig. 31).

c) La conjugaison :

Pas plus que DOGIEL et FEDEROWA (1925 a) qui ont étudié l'appareil nucléaire de *D. ruminantium* lors de la conjugaison, nous n'avons pu voir d'échanges nucléaires. Par contre, nous avons retrouvé des figures de pré-conjugaison et de post-conjugaison. Chez le pré-conjugant, le macronoyau est peu colorable, le micronoyau, arrondi, vésiculeux, avec de nombreuses granulations Feulgen-positives (fig. 33). Dans de nombreux ex-conjugants (1 sur 10), il existe deux macronoyaux sphériques de 8μ de diamètre, accompagnés d'un seul micronoyau d'aspect normal, placé entre les deux macronoyaux, ou plaqué contre l'un d'eux; la structure des macronoyaux est variable : ils peuvent présenter une grosse vacuole claire, contenant ou non de fines granulations, le reste du nucléoplasme

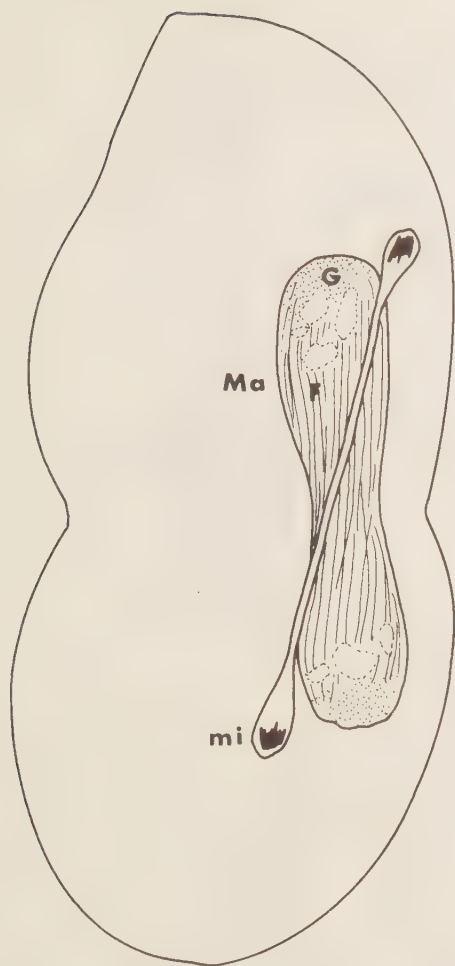


FIG. 30. — *Dasytricha* en division : appareil nucléaire.
F : filaments dans le macronoyau; G : granulations du
macronoyau; Ma : macronoyau; mi : micronoyau.
($\times 1\,600$).

étant occupé par des grains de chromatine assez gros, et par quelques masses volumineuses d'ADN (fig. 32 d); parfois, ils présentent le même aspect sans vacuoles (fig. 32 e); ils sont souvent occupés par de petits grains de chromatine qui leur donnent un aspect homogène (fig. 32 f); dans d'autres cas, la chromatine se trouve sous la forme de corps en haltère Feulgen-positifs (fig. 32 g et h); nous avons trouvé des individus ayant un seul micronoyau pour 3 (fig. 32 i) et même 4 macronoyaux (fig. 34). Dans tous ces cas, les Ciliés ne sont jamais en division.

DOGIEL et FEDEROWA (1925 a) décrivent des aspects semblables de l'appareil nucléaire; ils en concluent que les individus décrits sont des

ex-conjugants. Nous avons pensé [GRAIN (1963 b)] qu'il s'agissait là d'un remaniement nucléaire. En fait, l'explication que donnent DOGIEL et FEDEROWA n'est pas toujours convaincante, car ils n'ont pas observé les phénomènes propres à la conjugaison, c'est-à-dire les échanges nucléaires et la fusion des micronoyaux migrants. D'autre part, ils n'ont pas signalé de formes en haltères, ni la présence assez fréquente de 3 ou 4 macronoyaux pour un seul micronoyau. Certes, les Ciliés qui présentent ces variations de l'appareil nucléaire ont une taille plus petite que les Ciliés normaux. Mais, dans nos observations, tout ne concorde pas avec les explications de DOGIEL et FEDEROWA : ces auteurs pensent qu'après la conjugaison il y a formation de 2 primordiums et de deux micronoyaux dont l'un disparaît, puis fusion des 2 primordiums (fig. 35). Cette explication est analogue à celle que fournissent CHATTON et PÉRARD (1921) chez les *Nicolléllidae*. Or les cas à 3 et 4 macronoyaux ne trouvent pas leur place dans cette théorie, mais semblent ne pouvoir s'interpréter qu'à la lumière des travaux de Do-

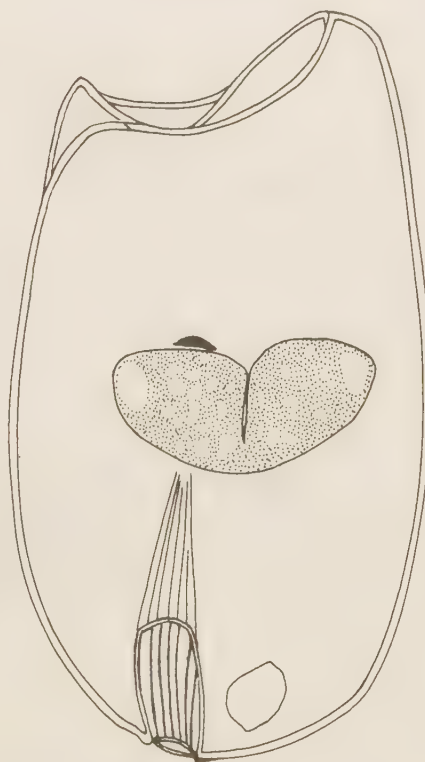


FIG. 31. — *Dasytricha* de forme anormale (monstre).

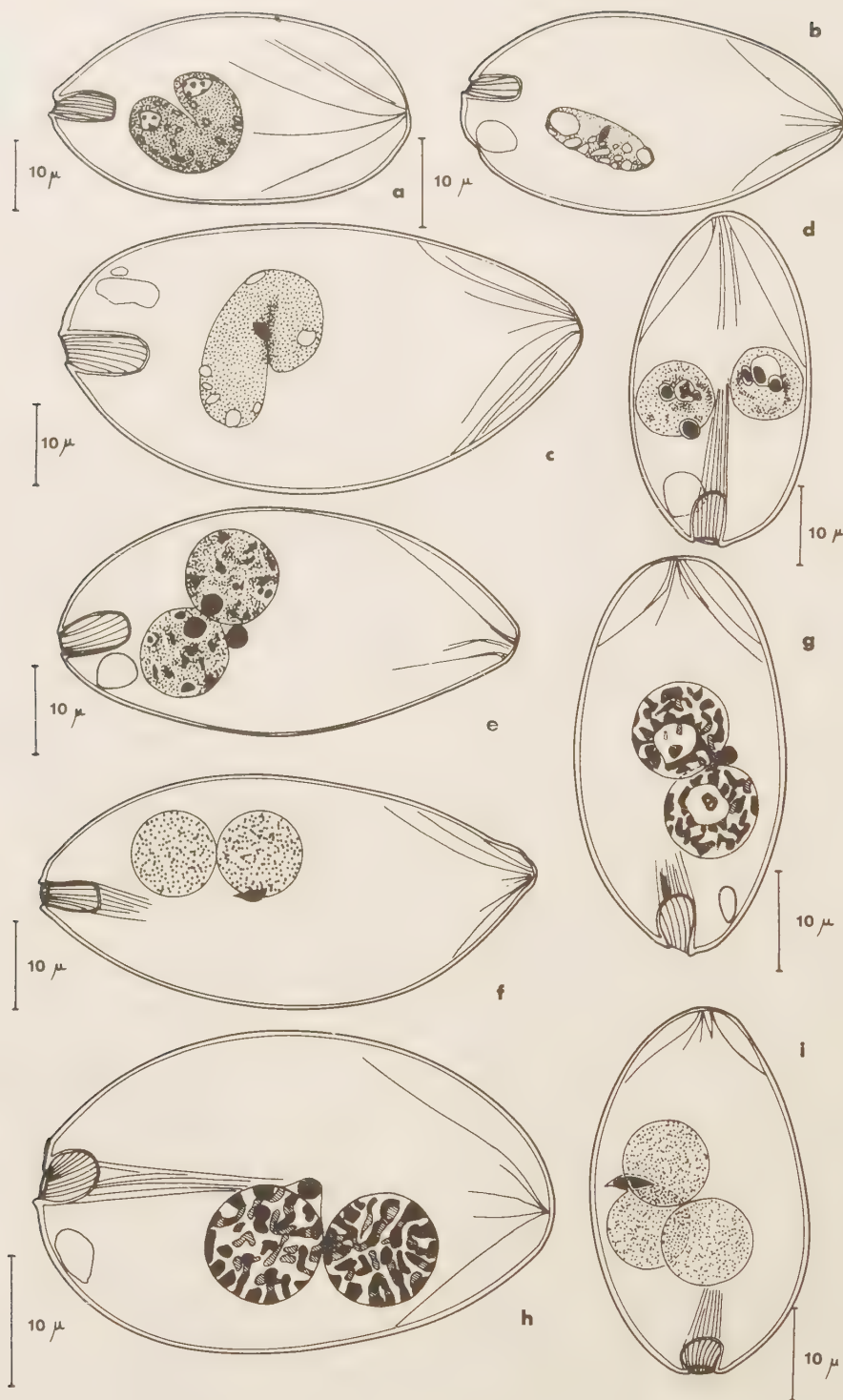


FIG. 32. — *Dasytricha* : divers aspects des noyaux, et ex-conjugants; a, b, c) différents aspects du macronoyau; d, e, f, g, h, i) ex-conjugants.



FIG. 33. — *Dasytricha* : préconjugant.
Ma : macronoyau; mi : micronoyau. ($\times 1\,960$).

GIEL (1930) sur la conjugaison chez *Paraisotricha colpoidea* (fig. 68).

6°) Le système fibrillaire :

a) La limite ecto-endoplasmique :

Elle est nettement visible sur des coupes colorées à l'hématoxyline (fig. 28), mais comme elle est moins épaisse que chez *Isotricha*, il est difficile de savoir si elle est formée de plusieurs couches associées. Elle suit la paroi externe, même dans l'invagination vestibulaire. Elle s'épaissit à la manière d'un sphincter le long du

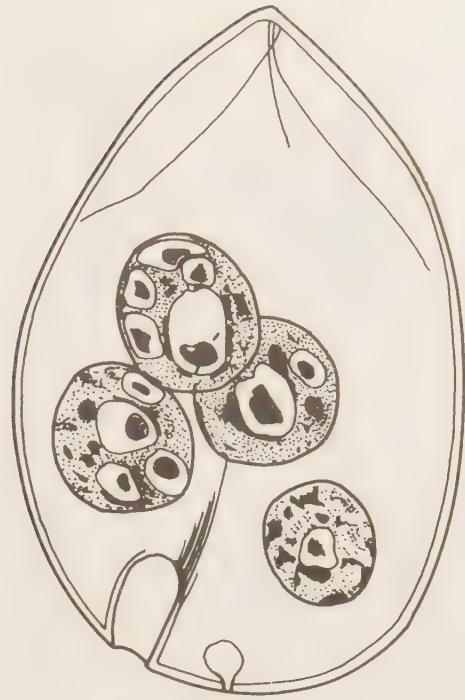


FIG. 34. — *Dasytricha* :
ex-conjugant à 4 macronoyaux. ($\times 2\,400$).

court canal formant le cytoprocte (fig. 29). La limite ecto-endoplasmique n'a pas de prolongements internes; il n'existe donc pas de caryophore, ni de fibres transverses comme chez *Isotricha*, ce qui est l'un des critères qui ont permis à STEIN de séparer les deux genres.

b) Les fibres reliées aux cinétosomes :

Colorables par le bleu de bromophénol mercurique, et par l'argent et l'hématoxyline, elles sont de deux sortes (fig. 28) : 1) des fibres antérieures analogues à celles décrites chez *Isotricha*, ont pour origine les cinétosomes voisins de la ligne de sécance antérieure, et elles s'enfoncent profondément dans le cytoplasme; signalées par SCHUBERG (1888) et appelées « Aft-erstützen », elles furent considérées par BRAUNE (1914) comme « des fibres de soutien de l'an- nus ». Or nous avons vu que le cytoprocte est postérieur, et qu'il n'existe aucun orifice antérieur. Nous appelons donc simplement ces fibres, fibres antérieures, ou aborales. 2) d'autres fibres bordent le vestibule et lui constituent une sorte d'armature; elles ont pour origine les cinétosomes des cils vestibulaires.

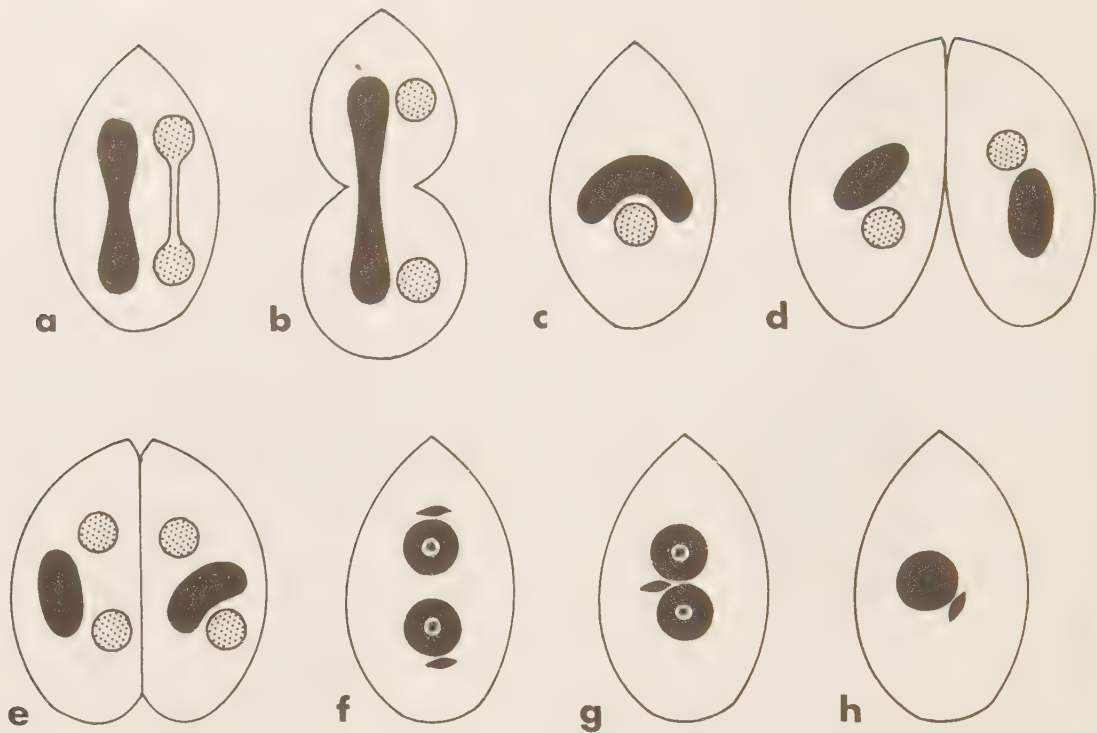


FIG. 35. — *Dasytricha* : pré-conjugaison et post-conjugaison (d'après DOGIEL et FEDEROWA [1925a]);
a, b) divisions de préconjugaison; c) préconjugant; d, e) conjugaison avant les échanges nucléaires;
f) ex-conjugant à 2 primordiums et 2 micronoyaux; g) disparition d'un micronoyau; h) fusion des 2 primordiums
donnant le macronoyau définitif.

7°) Les autres inclusions :

L'appareil de Golgi n'a pu être révélé. Le chondriome est situé dans l'endoplasme en une couche d'épaisseur variable sous la limite ecto-endoplasmique (fig. 28). L'ergastoplasme est difficilement identifiable; on peut néanmoins le reconnaître autour de l'appareil nucléaire où il forme un mince feuillet colorable à l'hématoxyline.

II. — Ciliature d'un individu interphasique :

1°) Ciliature somatique :

La face dorsale (fig. 36 a) présente une quarantaine de cinéties bipolaires légèrement spiralées, de la gauche à l'avant, vers la droite à l'arrière. Elles n'atteignent pas toutes les deux pôles, et elles s'interrompent à mesure que la

cellule diminue de diamètre vers les extrémités. La face ventrale (fig. 36 b), qui porte à l'arrière l'ouverture du vestibule, comporte environ une quarantaine de cinéties qui convergent vers une ligne de sécance antérieure oblique (S1), les cinéties droites étant les plus longues et s'infléchissant à l'avant vers le côté gauche. La ligne de sécance s'étend du pôle antérieur jusqu'au vestibule, mais elle n'est nettement apparente que dans sa partie antérieure.

2°) Ciliature vestibulaire :

La figure 37 nous montre une vue de face du pôle postérieur. Autour de l'ouverture vestibulaire ronde, de 8μ de diamètre, une trentaine de courtes cinéties forment un anneau. Sur la face ventrale, elles s'affrontent juste à l'arrière de la ligne de sécance des cinéties somatiques (fig. 36 c). Seulement une dizaine de cinéties de l'anneau (ventrales et latérales

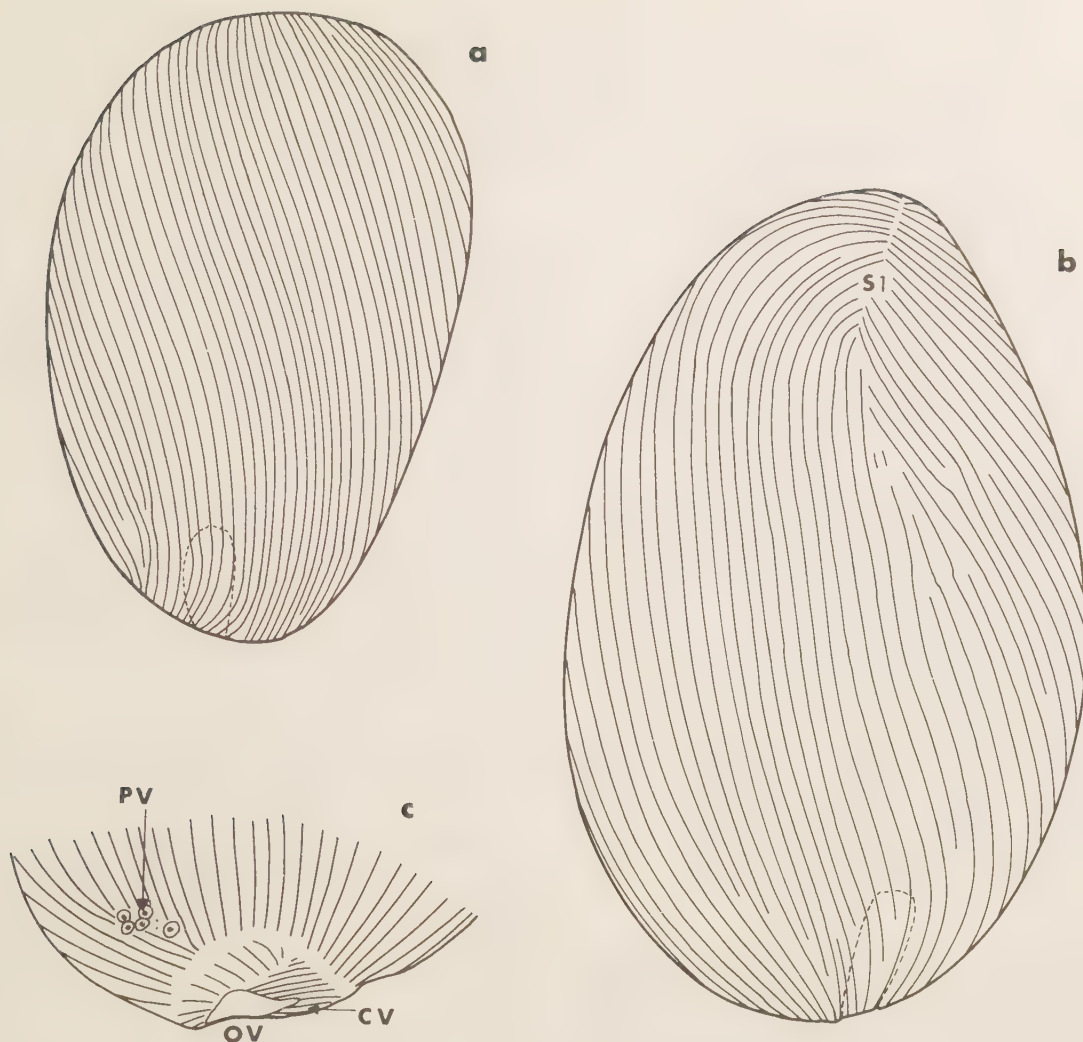


FIG. 36. — *Dasytricha* : ciliature;

a) face dorsale; b) face ventrale; c) extrémité postérieure de la face ventrale.

CV : cinéties vestibulaires; OV : ouverture du vestibule; PV : pores de la vacuole contractile; S1 : ligne de sécance antérieure.

gauches) issues d'une ligne de sécance (S 2) pénètrent dans le vestibule en se repliant autour de la lèvre ventro-latérale gauche, les autres ne participant pas à la ciliature vestibulaire proprement dite. Ainsi, seule une partie du vestibule est ciliée; la partie nue est importante (la moitié) : peut-elle être considérée comme l'homologue du bourrelet non cilié des *Isotricha* ? Celui-ci dérive de l'invagination d'une partie nue de la paroi externe au cours de la morphogénèse vestibulaire. Il nous est donc nécessaire d'étudier cette morphogénèse chez *Dasytricha*.

III. — Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division :

La division se manifeste par deux signes qui apparaissent presque simultanément : a) les cinéties vestibulaires, et en particulier les ventro-latérales gauches s'allongent (fig. 38 a); b) une ligne de rupture (R) des cinéties somatiques apparaît : sur la face dorsale, elle est équatoriale (fig. 38 b); sur la face ventrale, les cinéties d'abord infléchies se coupent, ce qui rend très nette la ligne de rupture; alors que

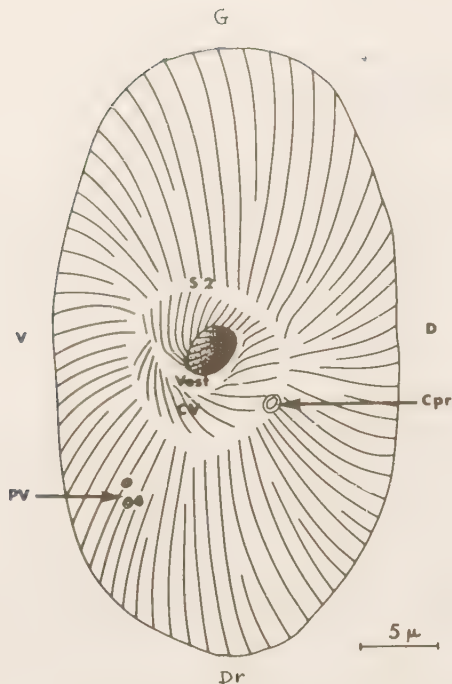


Fig. 37. — *Dasytricha* : ciliature du pôle postérieur. Cpr : cytoprocte; CV : cinéties vestibulaires; D : face dorsale; Dr : côté droit; G : côté gauche; PV : pore de la vacuole contractile; S2 : ligne de sécance entre cinéties vestibulaires et cinéties somatiques; V : face ventrale; Vest : vestibule. ($\times 1950$).

sur les faces latérales de la cellule, celle-ci est encore en position équatoriale, dans la partie médio-ventrale elle s'incurve vers l'arrière (fig. 39 a), isolant une bande médiane où les cinéties somatiques sont plus ou moins désorganisées (fig. 39 b), puis elle vient contourner le vestibule, coupant les cinéties vestibulaires, préalablement allongées, selon une ligne de sécance (S 3). Cette interruption est nette pour les cinéties vestibulaires latéro-ventrales gauches, mais elle touche aussi les autres cinéties vestibulaires plus courtes, isolant un deuxième anneau (CV 2), concentrique au premier (CV 1).

Dès lors, le vestibule, accompagné de CV 1, se soulève au-dessus de la cellule et commence sa migration vers l'avant, pour devenir finalement le vestibule du proter. Cette migration est responsable de la mise en place de l'opisthe selon un axe oblique par rapport au grand axe du proter (fig. 40 a et b). De plus, cette migration laisse sa trace sur l'opisthe, sous la forme

d'un sillon le long duquel les cinéties droites et gauches de l'opisthe viennent s'affronter en une ligne de sécance ventrale (S'1) (fig. 41 a et b). Simultanément, une invagination de la paroi se produit à l'arrière de l'opisthe; elle entraîne avec elle les cinéties latéro-ventrales gauches de CV 2 (fig. 41 a) qui deviennent les cinéties vestibulaires proprement dites; les autres cinéties de CV 2 ne pénètrent pas dans l'invagination. Or seules les cinéties latéro-ventrales gauches s'étaient allongées. Ceci donne à penser que l'allongement de ces cinéties provoquerait l'invagination. La portion non ciliée du vestibule est une partie de la paroi externe qui aurait été entraînée passivement dans l'invagination. Elle serait donc homologue du bourrelet non cilié des *Isotricha*. Ensuite, la forme des deux individus-fils se régularise (fig. 42 a). Proter et opisthe, encore longtemps reliés par un fin cordon (fig. 42 b), vont enfin se séparer.

IV. — Rapports entre *Dasytricha* et *Isotricha* :

Ciliature vestibulaire et morphogénèse semblent, à priori, plus simples chez *Dasytricha*, mais un problème se pose : les cinéties vestibulaires proprement dites de *Dasytricha*, bien que d'aspect normal, et n'ayant pas subi de désorganisation, sont-elles d'origine somatique ? Autrement dit, *Dasytricha* est-il un Trichostome ? A première vue, les cinéties vestibulaires de l'opisthe, nées par coupure des cinéties vestibulaires de l'individu-mère, apparaissent spécialisées, de par leur origine et leur situation. Cinéties vestibulaires donnent cinéties vestibulaires, etc... Il semble donc que l'appareil vestibulaire se reproduise de lui-même, sans aucune participation de cinéties somatiques. Considérons cependant les cinéties de l'anneau vestibulaire entier, et comparons-les aux cinéties vestibulaires d'*Isotricha intestinalis* et d'*Isotricha prostoma*. Celles d'*I. intestinalis* sont comparables à celles de *Dasytricha*, partant (en partie) elles aussi du pôle postérieur, mais seulement plus longues, suffisamment pour qu'elles couvrent une grande partie de la paroi externe de la cellule, ce qui permet de les considérer comme des cinéties somatiques. Chez *I. prostoma*, les ciné-

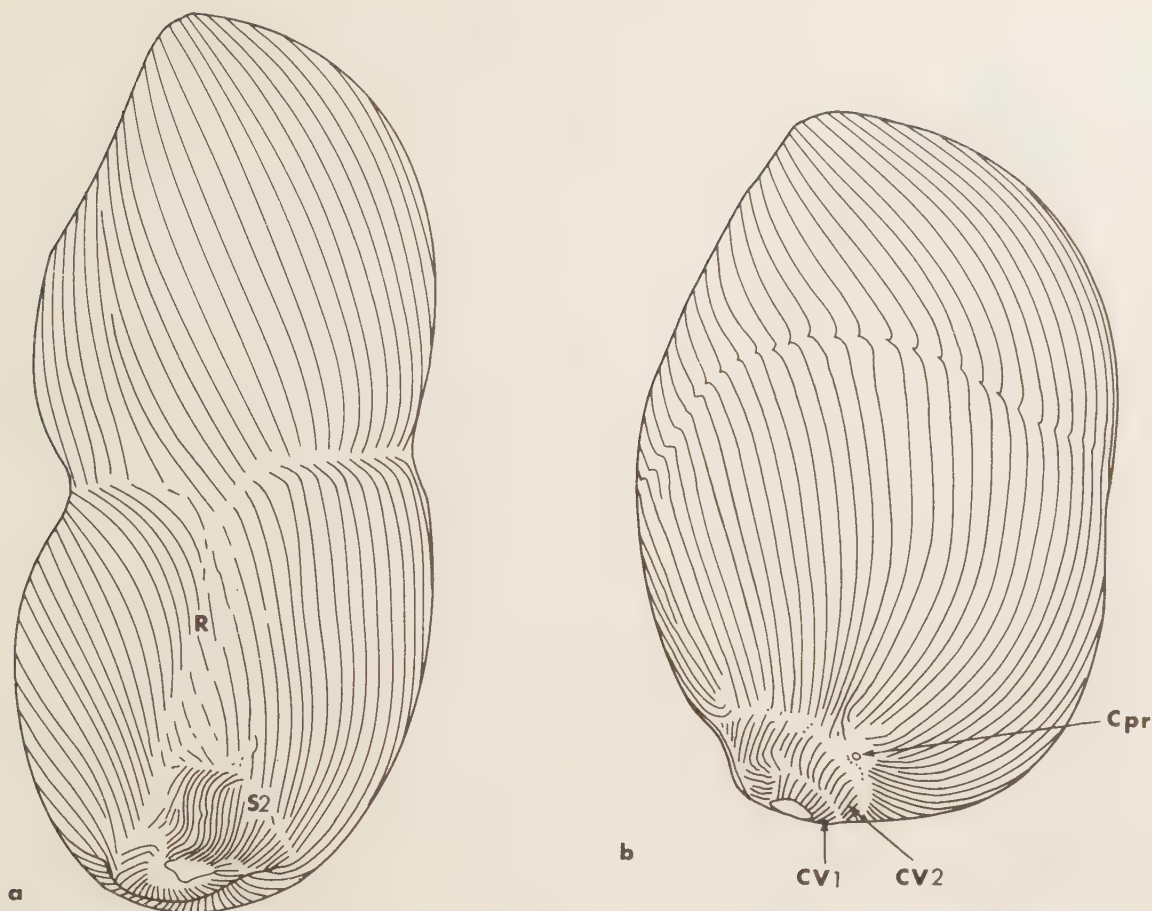


FIG. 38. — *Dasytricha* : début de la division;

a) face ventrale : allongement des cinéties vestibulaires; b) face dorsale : cinéties somatiques coupées dans un plan équatorial, cinéties vestibulaires coupées en deux anneaux CV1 et CV2.

Cpr : cytoprocte; CV1 : anneau vestibulaire; CV2 : deuxième anneau externe; R : ligne de rupture des cinéties; S2 : ligne de sécance entre cinéties vestibulaires et cinéties somatiques. (a, $\times 1500$) (b, $\times 1300$).

ties vestibulaires ont sensiblement la même disposition que chez *Dasytricha*, à savoir qu'elles sont courtes et qu'elles partent les unes (médianes), du pôle postérieur, les autres (latérales), de deux petites lignes de sécance dont l'une est S2, équivalente de S2 de *Dasytricha* (1).

(1) On peut considérer que, comme chez *I. intestinalis*, les cinéties vestibulaires de *Dasytricha* et d'*I. prostoma*, bien que plus courtes, sont aussi des cinéties somatiques, et que, leurs extrémités antérieures étant entraînées dans l'invagination vestibulaire, elles confirment que la place des trois espèces est bien dans l'ordre des Trichostomes.

Le fait que les cinéties vestibulaires d'*I. intestinalis* soient très longues vers l'arrière explique qu'il n'y ait pas d'allongement préalable de ces cinéties. La ligne de rupture (R) laisse au proter une longueur de cinéties vestibulaires suffisante pour que son vestibule demeure fonctionnel. Par contre, chez *I. prostoma*, les cinéties vestibulaires étant très courtes, elles s'allongent avant la division; la ligne de rupture (R) sépare alors deux appareils vestibulaires ayant des cinéties suffisamment longues, l'un pour rester fonctionnel, l'autre pour s'édifier. De la même façon, chez *Dasytricha*, il y a allongement des cinéties vestibulaires avant la division

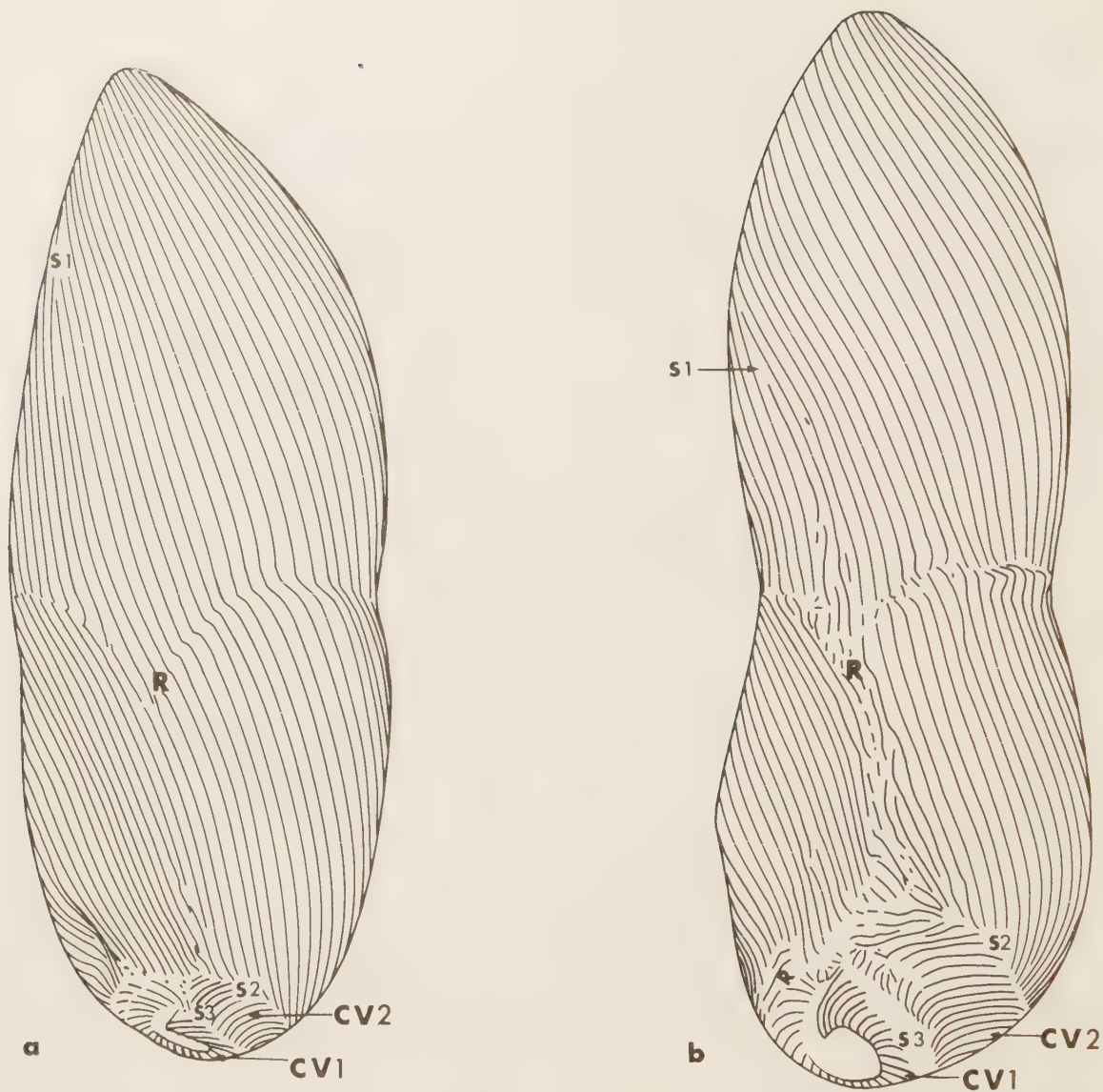


FIG. 39. — *Dasytricha* : suite de la division;

a) face ventrale : R coupe les cinéties vestibulaires en 2 anneaux CV1 et CV2;

b) face ventrale : désorganisation le long de R.

CV1 et CV2 : idem à la figure 38; S1 : ligne de sécance antérieure; S2 : ligne de sécance entre CV et les cinéties somatiques; S3 (= R) : ligne de rupture des cinéties vestibulaires. (a, b, $\times 1600$).

et avant la rupture (R). Il faut remarquer que, chez *I. prostoma*, les cinéties qui s'allongent vont toutes participer à l'invagination vestibulaire de l'opisthe. Chez *Dasytricha* également, seules les cinéties qui s'allongent avant la division pénètrent dans le vestibule, ce qui confirme l'hypothèse que l'allongement des cinéties provoquerait l'invagination, les cinéties allongées

agissant comme un moteur qui entraîne passivement des parties non ciliées de la paroi.

Nous verrons, dans la troisième partie de ce travail, que l'évolution permet de rapprocher les genres *Isotricha* et *Dasytricha*, et de les placer l'un par rapport à l'autre dans l'ordre des Trichostomes.

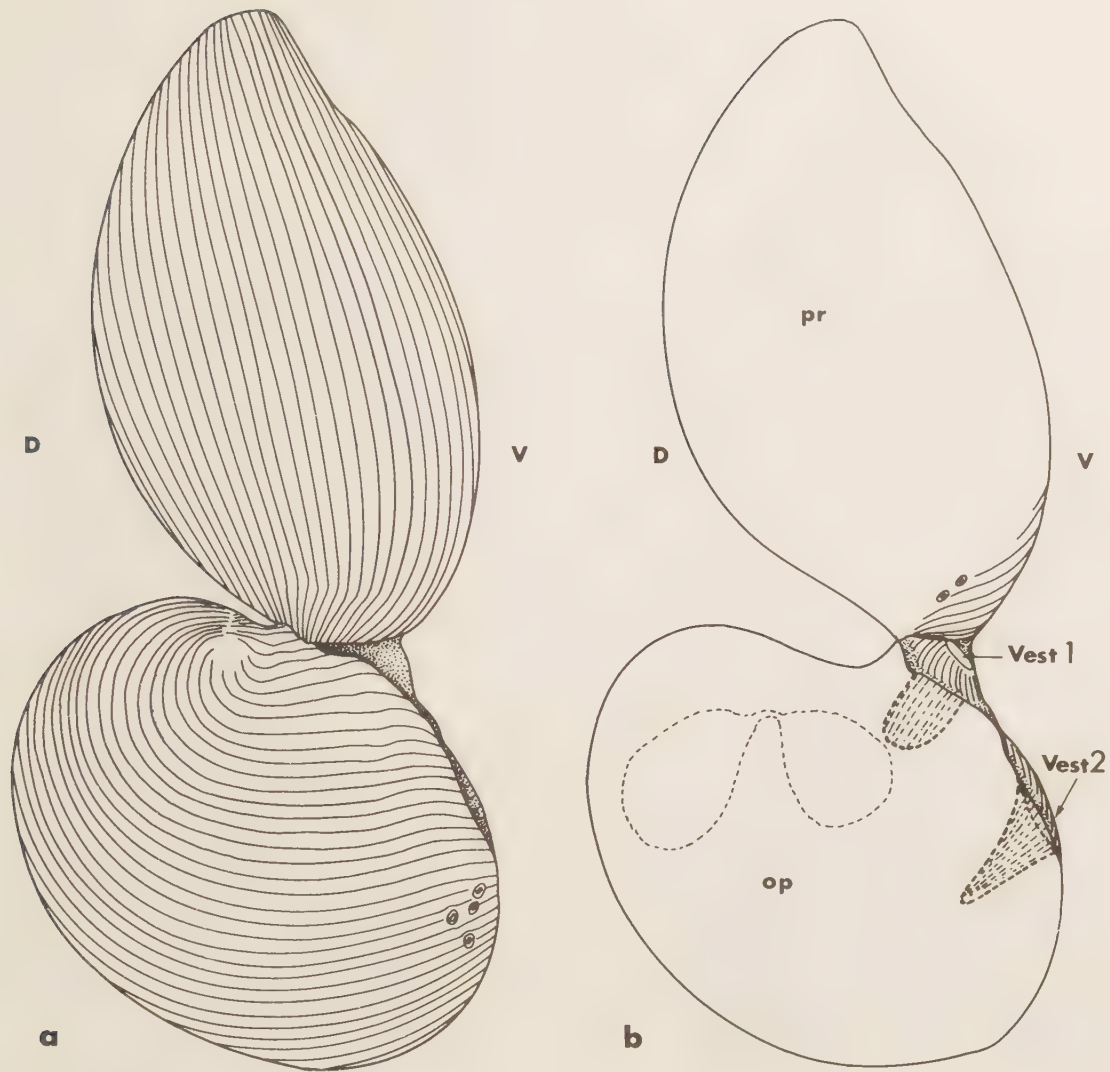


FIG. 40. — *Dasytricha* : suite de la division;

a) vue externe; b) en coupe longitudinale; l'opisthe se place obliquement par rapport au proter.

D : face dorsale; op : opisthe; pr : proter; V : face ventrale; Vest1 : ancien vestibule; Vest2 : invagination donnant naissance au vestibule de l'opisthe. ($\times 1300$).

Après avoir étudié les Ciliés Holotriches du tube digestif des Ruminants, il nous a paru intéressant de comparer leur morphologie et leur morphogénèse avec celles des Holotriches du tube digestif du Cheval. Bien plus que les Gymnostomes, ce sont les Trichostomes qui ont surtout retenu notre attention chez les Equidés. Cependant, la microscopie électronique nous a

permis de montrer que les éléments de l'ultrastructure sont comparables dans les deux ordres; c'est pourquoi nous avons voulu étudier une série évolutive de Gymnostomes du Cheval, de façon à la mettre en parallèle avec les séries évolutives possibles de Trichostomes des Ruminants et des Equidés.

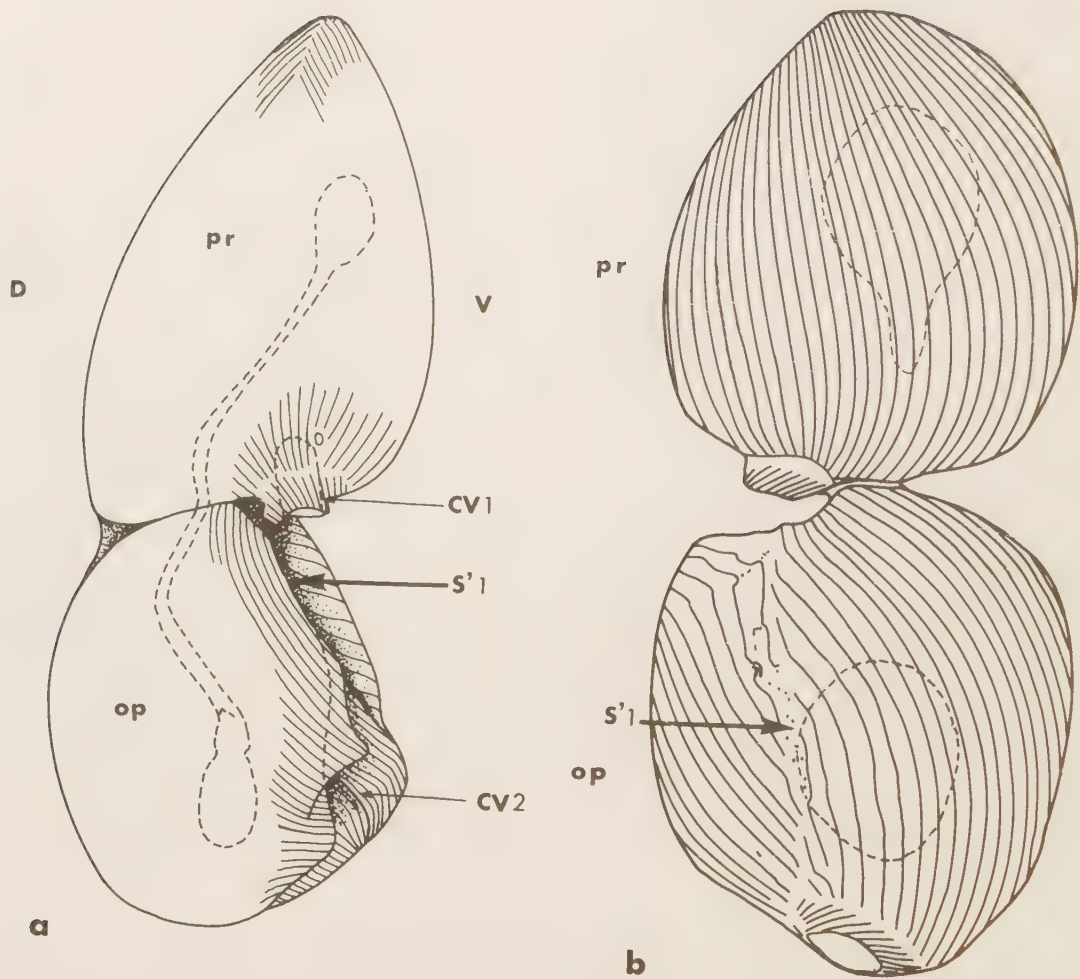


FIG. 41. — *Dasytricha* : a, b) suite de la division;
 migration de l'ancien vestibule vers l'avant, et naissance de la ligne de suture antérieure de l'opisthe.
 CV1 : cinéties vestibulaires du proter; CV2 : cinéties vestibulaires de l'opisthe; op : opisthe;
 pr : proter; S'1 : ligne de suture. (a, b, $\times 1300$).

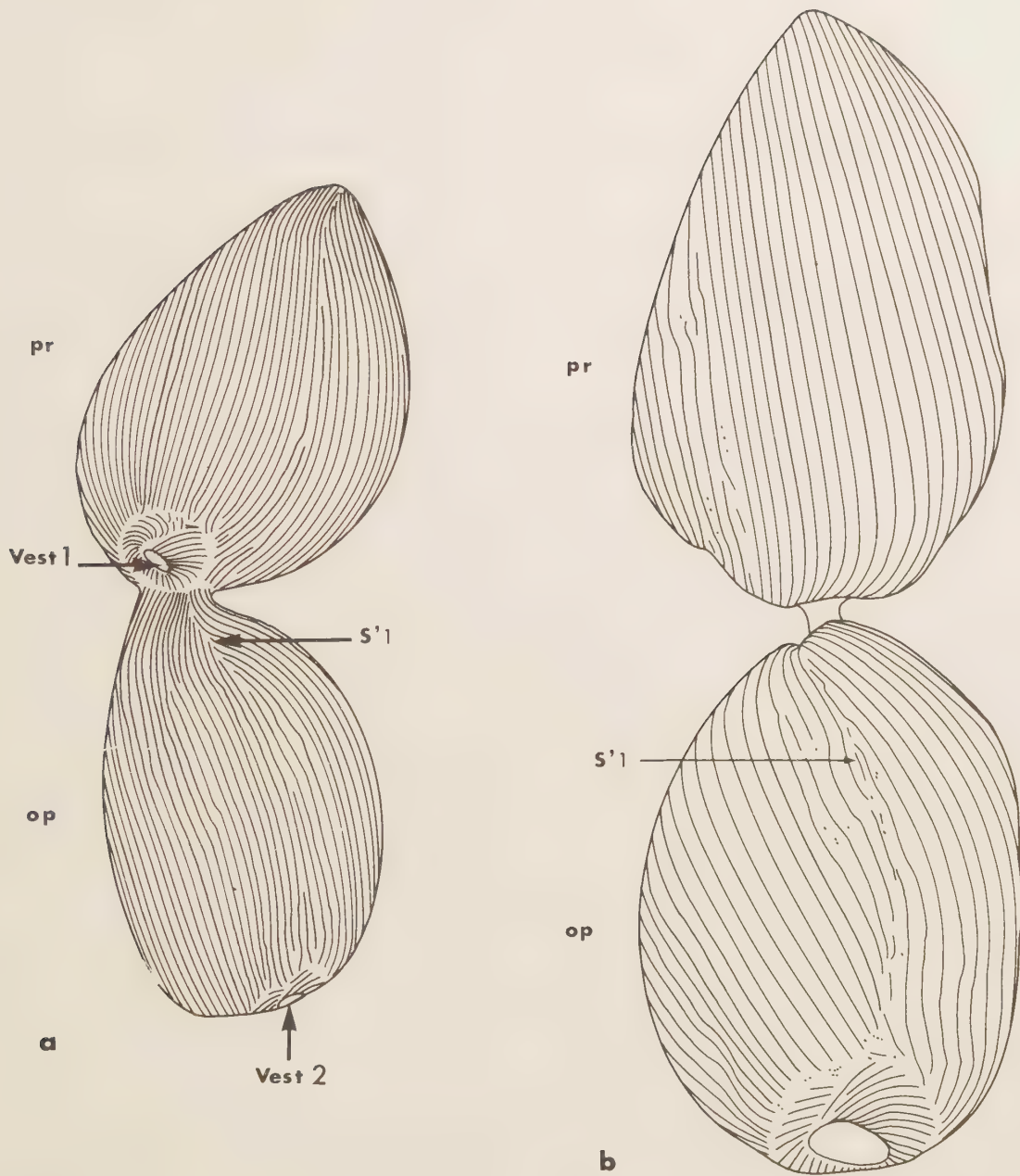


FIG. 42. — *Dasytricha* : fin de la division;

a) régularisation de la forme du proter et de l'opisthe; b) stade précédant la séparation des deux individus
 op : opisthe; pr : proter; S'1 : ligne de sécance antérieure de l'opisthe; Vest 1 : vestibule du proter;
 Vest 2 : vestibule de l'opisthe. (a, $\times 1160$) (b, $\times 1840$).

LES PROTOZOAIRES CILIÉS DE L'INTESTIN DU CHEVAL

A) HISTORIQUE ET CLASSIFICATION ACTUELLE

La littérature est abondante en ce qui concerne les quelques quarante espèces de Protozoaires vivant dans le coecum et le colon du Cheval. Ce sont GRUBY et DELAFOND (1843) qui décrivent pour la première fois plusieurs espèces d'« animalcules » vivant dans l'intestin du Cheval : la 1^{re} espèce, de longueur 1/8 mm, à carapace granulée et à 2 membres antérieurs courts, à tête peu distincte; la 2^e espèce, de longueur 1/16 mm, à carapace granulée, à 4 membres, à tête distincte, avec une couronne de cils vibratiles postérieure; la 3^e espèce, de longueur 1/30 mm, à carapace granulée, avec un faisceau de cils vibratiles aux parties antérieure et postérieure, à droite et à gauche du corps; la 4^e espèce, de longueur 1/50 mm, avec les parties antérieure et postérieure du corps garnies de cils vibratiles; la 5^e espèce, de diamètre 1/12 mm, sphéroïde, entièrement couverte de cils; la 6^e espèce, de longueur 1/15 mm, en forme du cœur de certaines tortues, à carapace aplatie portant 3 échancrures; la 7^e espèce, de longueur 1/100 mm, est une « monade ». Cependant, aucun dessin n'accompagne ces descriptions; l'intérêt en est donc seulement dans la date à laquelle, pour la première fois, la présence de Ciliés a été signalée dans l'intestin du Cheval.

En 1854, COLIN publie un « Traité de Physiologie comparée des animaux », qu'il reprend en 1871, et où il décrit quelques espèces. En 1869, WEISS donne quelques dessins. En 1890 (b), FIORENTINI rapproche les espèces qu'il décrit de Ciliés vus dans la panse des Ruminants, et il crée les espèces suivantes : *Diplodinium uncinatum* et *fasciculatum*, *Entodinium valva-*

tum et *bipalmatum*. Il crée également le genre *Paraisotricha*, et il y inclut 6 espèces dont certaines sont sans doute équivalentes; mais il donne des dessins trop confus et des descriptions trop brèves. On lui doit aussi le genre *Didesmis*. BUNDLE (1895) crée le genre *Cycloposthium*, le différenciant ainsi des genres *Entodinium* et *Diplodinium*. Il y place en particulier *Entodinium bipalmatum* FIORENTINI. Il crée le genre *Blepharocorys* (où il place *Entodinium valvatum* FIORENTINI et *Diplodinium uncinatum* FIORENTINI), l'espèce *Blepharocorys jubata*, l'espèce *Paraisotricha truncata* (qui n'est autre que *Paraisotricha colpoidea*), les genres *Blepharoprosthium*, *Blepharosphaera*, *Blepharocodon*. Il trouve un Cilié qui se rapproche des *Buetschlia* des Bovins, et l'appelle *Buetschlia postciliata* n. sp. Mais il fait de nombreuses erreurs d'observation. En 1914, SHARP décrit l'appareil neuromoteur de *Diplodinium ecaudatum*. En 1915, SCHUMACHER décrit une nouvelle espèce, *Blepharocorys equi*, qui n'est autre sans doute que *B. uncinata*. En 1917, DA CUNHA trouve, dans le coecum du Cheval, un *Balantidium* vivant seul, aucun des Ciliés habituels n'existant alors. En 1918, GASOVSKY crée les genres *Holophryoides*, *Tetratoxum*, *Blepharozoum* (esp. *zonatum*), et *Allantosoma* (esp. *intestinalis*). En 1921, FANTHAM décrit 3 Flagellés intestinaux du Cheval. En 1923 (a et c), BUISSON donne deux listes de Ciliés. En 1925, JAMESON décrit un *Charon ventriculi* n. g., n. sp., qui existe habituellement surtout dans l'estomac des Ruminants. En 1928, DA CUNHA et MUNIZ créent le genre *Bundleia* et y rattachent *Buetschlia postciliata* BUNDLE. La même année, HSIUNG décrit deux espèces nouvelles d'*Allantosoma* (*dicorniger* et *brevicorniger*). En 1929 (a et b), STRELKOW donne une excellente étude du genre *Cycloposthium*. HSIUNG (1929) trouve un *Didesmis*

spiralis sp. nov. La même année, DOGIEL étudie la vacuole à concrétions des Ciliés du Cheval; il y voit l'équivalent du statocyste de certains Métazoaires. En 1930 (a), HSIUNG décrit *Paraisotricha beckeri* sp. nov., *Alloiozona trizona* gen. nov., sp. nov., *Blepharoonus cervicalis* et *benbrookii* sp. nov., *Charon equi* sp. nov. Cet auteur (1930 b) publie un inventaire complet, avec historique, des Ciliés existant dans le gros intestin du Cheval. En même temps, DOGIEL (1930) étudie la conjugaison chez *Paraisotricha colpoidea*. En 1931 (a), STRELKOW donne la suite de son travail sur *Cycloposthium*, et fournit, en 1939, une étude de plusieurs espèces. En 1951 et 1953, ADAM publie des études sur la population des

Ciliés du Cheval. En 1959 (publié en 1960), FERNANDEZ-GALIANO consacre une étude à l'infraciliature de *Cycloposthium edentatum*. En 1961, ABRAHAM décrit un *Paraisotricha equi* sp. nov., qui est en fait analogue à *Paraisotricha beckeri* HSIUNG. En 1962, WOLSKA retrouve un *Balantidium coli* dans le coecum du Cheval; plus récemment (1964 a), elle redécrit l'infraciliature de *Didesmis ovalis* et de *Blepharozoum trizonum*, et (1964 b et c) publie une étude des *Paraisotrichidae*, (où elle transforme *P. beckeri* en *Rhizotricha beckeri* n.g.), étude qu'elle complète en 1965 (a et b). Il nous a donc paru utile de redonner ici la classification actuelle des Ciliés du tube digestif des Equidés :

Sous-Classe Holotricha STEIN, 1859 :

1°) Ordre Gymnostomatida BÜTSCHLI, 1889 :

Sous-Ordre Rhabdophorina FAURÉ-FRÉMIET in CORLISS, 1956 :

Famille Buetschliidae POCHE, 1913 :

Genre *Didesmis* FIORENTINI, 1890 :

D. ovalis FIORENTINI, 1890.

D. quadrata FIORENTINI, 1890.

Genre *Blepharoprosthium* BUNDLE, 1895 :

B. pireum BUNDLE, 1895.

Genre *Blepharosphaera* BUNDLE, 1895 :

B. intestinalis BUNDLE, 1895.

B. ellipsoïdalis BUNDLE, 1895.

Genre *Holophryoides* GASSOVSKY, 1919 :

H. ovalis (FIORENTINI, 1890) GASSOVSKY, 1919.

Genre *Blepharozoum* GASSOVSKY, 1919 :

B. zonatum GASSOVSKY, 1919.

Genre *Prorodonopsis* GASSOVSKY, 1919 :

P. coli GASSOVSKY, 1919.

Genre *Paraisotrichopsis* GASSOVSKY, 1919 :

P. composita GASSOVSKY, 1919.

Genre *Blepharoonus* GASSOVSKY, 1919 :

B. hemiciliatus GASSOVSKY, 1919.

B. cervicalis HSIUNG, 1930.

B. benbrookii HSIUNG, 1930.

Genre *Bundleia* DA CUNHA et MUNIZ, 1928 :

B. postciliata (BUNDLE, 1895) DA CUNHA et MUNIZ, 1928.

Genre *Alloiozona* HSIUNG, 1930 :

A. trizona HSIUNG, 1930.

Genre *Polymorpha* DOGIEL, 1929 :

P. ampulla DOGIEL, 1929.

Genre *Ampullacula* HSIUNG, 1930 :

• *A. ampulla* (FIORENTINI, 1890) HSIUNG, 1930.

Genre *Blepharocodon* BUNDLE, 1895 :

B. appendiculatus BUNDLE, 1895.

2°) Ordre *Trichostomatida* BÜTSCHLI, 1889 :

a) Famille *Paraisotrichidae* DA CUNHA, 1917 :

Genre *Paraisotricha* FIORENTINI, 1890 :

P. colpoidea FIORENTINI, 1890.

P. minuta HSIUNG, 1930.

Genre *Rhizotricha* WOLSKA, 1964 :

R. beckeri (HSIUNG, 1930) WOLSKA, 1964.

b) Famille *Blepharocorythidae* HSIUNG, 1929 :

Genre *Blepharocorys* BUNDLE, 1895 :

B. uncinata (FIORENTINI, 1890) BUNDLE, 1895.

B. valvata (FIORENTINI, 1890) BUNDLE, 1895.

B. cardionucleata HSIUNG, 1930.

B. curvigula GASOVSKY, 1919.

B. jubata BUNDLE, 1895.

B. angusta GASOVSKY, 1919.

Genre *Charon* JAMESON, 1925 :

Ch. equi HSIUNG, 1930.

c) Famille *Balantidiidae* REICHENOV in DOFLEIN et REICHENOV, 1929 :

Genre *Balantidium* CLAPARÈDE et LACHMANN, 1858 :

B. coli (MALMSTEN, 1857) STEIN, 1862.

3°) Ordre *Suctorida* CLAPARÈDE et LACHMANN, 1858 :

Famille *Acinetidae* STEIN, 1859 :

Genre *Allantosoma* GASOVSKY, 1919 :

A. intestinalis GASOVSKY, 1919.

A. dicorniger HSIUNG, 1928.

A. brevicorniger HSIUNG, 1928.

Sous Classe *Spirotricha* BÜTSCHLI, 1889 :

Ordre *Entodiniomorphida* REICHENOV in DOFLEIN et REICHENOV, 1929 :

a) Famille *Cycloposthiidae* POCHÉ, 1913 :

Genre *Cycloposthium* BUNDLE, 1895 :

C. bipalmatum (FIORENTINI, 1890) BUNDLE, 1895.

C. dentiferum GASOVSKY, 1919.

C. ishikawai GASOVSKY, 1919.

C. edentatum, piscicauda, scutigerum, affinae STRELKOW, 1928.

C. corrugatum HSIUNG, 1930.

Genre *Spirodinium* FIORENTINI, 1890 :

S. equi FIORENTINI, 1890.

Genre *Tripalmaria* GASOVSKY, 1919 :

T. dogieli GASOVSKY, 1919.

b) Famille *Ditoxidae* STRELKOW, 1939 :

Genre *Triadinium* FIORENTINI, 1890 :

T. caudatum FIORENTINI, 1890.

T. galea GASOVSKY, 1919.

T. minimum GASOVSKY, 1919.

Genre *Tetratoxum* GASOVSKY, 1919 :

T. unifasciculatum (FIORENTINI, 1890) GASOVSKY, 1919.

T. excavatum HSIUNG, 1930.

T. parvum HSIUNG, 1930.

Genre *Cochliatoxum* GASOVSKY, 1919 :

C. periachtum GASOVSKY, 1919.

Genre *Ditoxum* GASOVSKY, 1919 :

D. funinucleum GASOVSKY, 1919.

Nous nous sommes bornés à étudier quelques-unes des 49 espèces citées ci-dessus : morphologie et morphogénèse des Gymnostomes *Alloiozona trizona*, *Didesmis quadrata* et *Polymorpha ampulla*, et des Trichostomes *Paraisotricha colpoidea* et *minuta*; morphologie du Trichostome *Blepharocorys uncinata*; description rapide de l'Entodiniomorphe *Cycloposthium bipalmatum*. Toutes ces espèces ont été étudiées au microscope électronique, ce qui, pour certaines, constitue la majeure partie de nos recherches à leur sujet.

B) QUELQUES GYMNSTOMES DE L'INTESTIN DU CHEVAL

Ils appartiennent tous à la famille des *Buetschliidae* POCHÉ, 1913, famille hétérogène, qui groupe un certain nombre d'espèces parfois assez différentes les unes des autres, mais qui ont en commun les caractères suivants : un cytostome rond à l'extrémité antérieure, un cytoprocte à l'extrémité postérieure, une ciliature, soit complète, soit limitée à certaines aires, une vacuole à concrétions minérales, située dans la partie antérieure de la cellule.

D'après STRELKOW (1939), il y a, dans la famille des *Buetschliidae*, réduction de la ciliature, depuis *Holophryoides*, entièrement cilié, jusqu'à *Buetschlia*, où la ciliature est limitée à un anneau étroit autour du cytostome. Nous suivrons donc dans cette étude de trois espèces

cet ordre évolutif hypothétique, qui paraît le plus vraisemblable, c'est-à-dire que nous nous occuperons successivement d'*Alloiozona trizona*, où la ciliature forme trois cercles complets, puis de *Didesmis quadrata*, où la ciliature est réduite à deux anneaux de même importance, et enfin de *Polymorpha ampulla*, où la ciliature comprend un anneau antérieur assez important et seulement quelques cils postérieurs.

I. — *Alloiozona trizona* HSIUNG, 1930 :

WOLSKA (1964 a) remet en cause la taxonomie de ce Cilié. Elle signale que GASOVSKY (1918) décrit un Cilié, *Blepharozoum zonatum*, dont le corps est entièrement cilié, mais dont la ciliature semble être différenciée en trois zones, lors du déplacement de l'animal. De son côté, HSIUNG (1930 a) a créé le genre *Alloiozona*, espèce *trizona*, pour un Cilié possédant uniquement trois cercles de cils, et deux zones non ciliées. Il se peut qu'effectivement, comme le pense WOLSKA, les deux espèces puissent être confondues en une seule; mais puisque les descriptions « originales » les donnent, l'une pour entièrement ciliée, l'autre pour incomplètement ciliée, on ne peut les assimiler l'une à l'autre, et nous pensons que l'on doit conserver le nom de genre *Alloiozona* pour le Cilié que nous étudions.

Bien qu'une description ait été récemment donnée par WOLSKA (1964 a), il nous a paru nécessaire de reprendre cette étude, et d'y appor-

ter des précisions plus particulièrement en ce qui concerne la morphogénèse. *Alloiozona* vit surtout dans le coecum, mais également dans le colon du Cheval.

1°) Organisation générale (fig. 43) :

A. trizona est un Cilié ovoïde, aux extrémités arrondies, plus acuminé à l'avant qu'à l'arrière. Les sections transversales sont circulaires, la partie la plus large se situant à l'équateur de la cellule. Le corps est couvert de cils disposés en trois anneaux séparés par deux zones nues. Il mesure en moyenne $60\ \mu$ de long sur $45\ \mu$ de large; certains individus peuvent atteindre $90 \times 60\ \mu$, d'autres $42 \times 31\ \mu$. Malgré ces variations, la longueur reste toujours inférieure à deux fois la largeur. Le cytostome rond est ouvert au pôle antérieur, et le cytoprocte étroit

au pôle postérieur. Il existe d'autre part, près de la surface, dans le tiers antérieur du corps, une vacuole à concrétions, qui introduit un élément de dissymétrie dans la cellule. Nous verrons en étudiant le Trichostome *Paraisotricha colpoidea* qu'il possède aussi une vacuole à concrétions dorsale; on peut donc comparer cette formation dans les deux espèces, et définir la face dorsale d'*Alloiozona* par la présence de la vacuole à concrétions.

a) Le cytoplasme :

L'ectoplasme mesure $0,5\ \mu$ d'épaisseur. Il se soulève en de hautes crêtes argyrophiles au-dessus de la vacuole à concrétions. Il contient les cinétosomes peu espacés dans les zones ciliées, plus éloignés les uns des autres dans les zones nues. Il est séparé de l'endoplasme par une limite fibrillaire. L'endoplasme est granuleux, avec de nombreuses particules de nourriture incluses dans des vacuoles alimentaires. A la périphérie de l'endoplasme, la couche de mitochondries est de faible épaisseur.

b) Les vacuoles :

Les vacuoles alimentaires sont nombreuses. Par contre, la vacuole contractile est unique, toujours située dans le tiers postérieur du corps, et elle débouche à l'extérieur par un orifice dorsal, ajoutant ainsi un élément de dissymétrie dans la cellule. La vacuole à concrétions est constituée par une partie homogène dense du cytoplasme, contenant des concrétions minérales, ovales ou rondes, de 1 à $2\ \mu$ de diamètre, très réfringentes, au nombre d'une quinzaine environ. Ces concrétions existent dans toutes les espèces de la famille des *Buetschliidae*, ainsi que chez les *Paraisotrichidae*. Nous avons, pour les caractériser, réalisé les expériences préconisées par FAURÉ-FRÉMIET (1957) pour l'étude des concrétions minérales chez les Ciliés, à savoir les réactions de V. KOSSA, de EBEL, l'action de l'acide acétique. De plus, les fixateurs à base d'acide, comme le Bouin acétique, les font disparaître. Ces concrétions sont donc constituées en majeure partie de sels de calcium. La vacuole à concrétions est entourée par une sorte de membrane qui la sépare du reste de l'endoplasme. Cette membrane est reliée à la base des cinétosomes situés au-dessus de la vacuole.

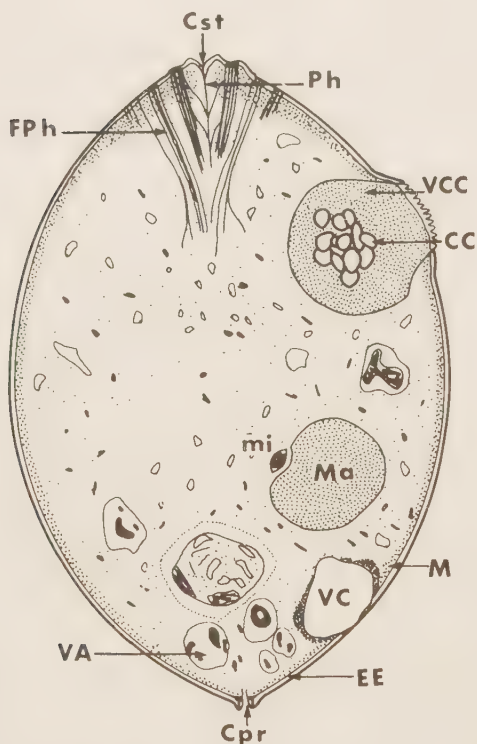


FIG. 43. — Organisation générale d'*Alloiozona trizona*. CC : concrétions calciques; Cpr : cytoprocte, Cst : cytostome; EE : limite ecto-endoplasmique; FPh : fibres entourant le cytopharynx; M : mitochondries; Ma : macronoyau; mi : micronoyau; Ph : cytopharynx; VC : vacuole contractile; VCC : vacuole à concrétions calciques; VA : vacuole alimentaire. ($\times 1500$).

Nous verrons au microscope électronique qu'elle est formée par la juxtaposition de fibres issues des cinétosomes voisins.

c) *L'appareil digestif :*

Le cytostome rond, mesure 3μ de diamètre; il est entouré d'un petit bourrelet de l'ectoplasme, auquel fait suite une zone aplatie ciliée (fig. 44), à cils plus courts que ceux des trois anneaux somatiques. Le cytopharynx est allongé, en forme d'entonnoir; il s'enfonce dans le cytoplasme; sa longueur est d'environ 10μ ; il est entouré de nombreuses fibres issues des cils antérieurs. Le cytoprocte, est arrondi; de $0,5\mu$ de diamètre, il est placé au centre d'une aire non ciliée (fig. 49 b), sur un petit mamelon. Les vacuoles alimentaires viennent y déboucher par un court canal de 1μ de long.

d) *L'appareil nucléaire :*

— *Au repos :* Le macronoyau ovoïde, de $23 \times 14\mu$, a une position variable, mais il est assez souvent logé vers le milieu du corps. Son contenu est finement granuleux (fig. 43), parfois vacuolisé à la périphérie (fig. 45 a). Le micronoyau, placé dans une encoche du macronoyau,

est allongé, fusiforme, et mesure 2μ de long; son contenu est le plus souvent très chromatique; on peut parfois y distinguer jusqu'à 6 bâtonnets chromatiques (fig. 45 b); il mesure alors jusqu'à 9μ de long.

— *Lors de la division,* le macronoyau s'allonge (56μ), devient hétérogène (fig. 45 c), et il apparaît de grands filaments longitudinaux analogues à ceux décrits chez *Isotricha*; les deux macronoyaux-fils se séparent tardivement. Le micronoyau grossit, s'allonge également; les deux micronoyaux-fils se séparent très tôt.

— *La conjugaison :* nous n'avons pas observé de phénomènes de conjugaison, mais nous avons, par contre, trouvé des figures de pré-conjugaison (fig. 46 a), et de post-conjugaison, où les Ciliés ont une taille réduite ($45 \times 32\mu$), et où les aspects de l'appareil nucléaire sont variés; les ex-conjugants peuvent présenter : 1 noyau unique en division (fig. 46 b), ce qui correspond à une division du syncaryon (voir *Paraisotricha colpoidea*, fig. 68 k); 2 macronoyaux et 1 micronoyau (fig. 46 c) : stade à deux primordiums (= stade à deux « placentas » de DOGIEL); 2 ou 3 micronoyaux et 1 macronoyau en division (fig. 47 a) : stade de division d'un ex-conjugant après fusion des primor-

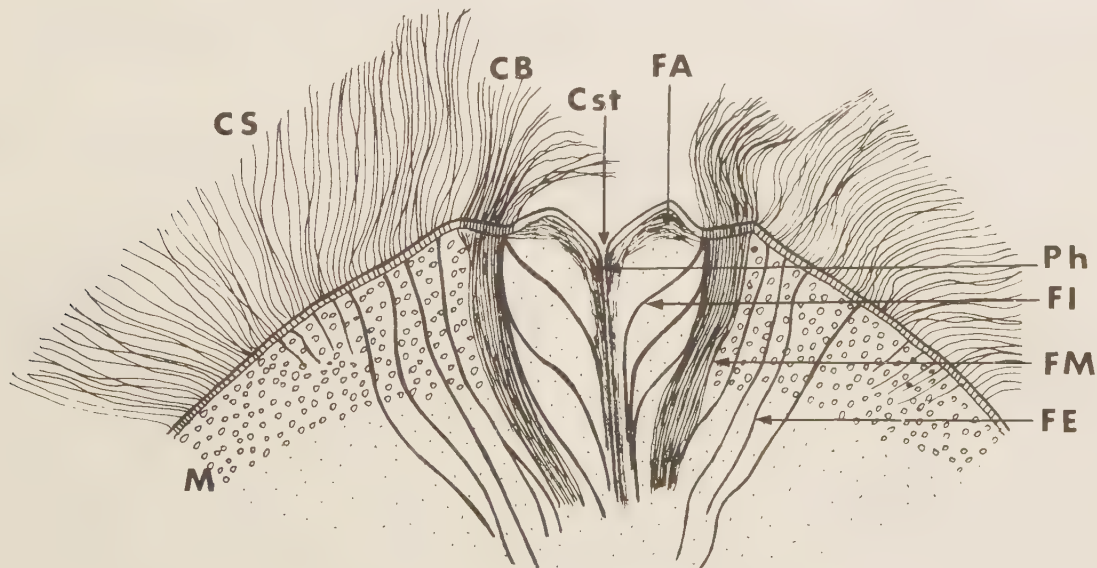


FIG. 44. — *Alloiozona* : coupe longitudinale de l'extrémité antérieure.

CB : cils de la couronne « péribuccale »; CS : cils somatiques; Cst : cytostome; FA : fibres accompagnant la paroi du cytopharynx; FE : fibres externes; FI : fibres internes; FM : fibres moyennes; M : mitochondries; Ph : cytopharynx.

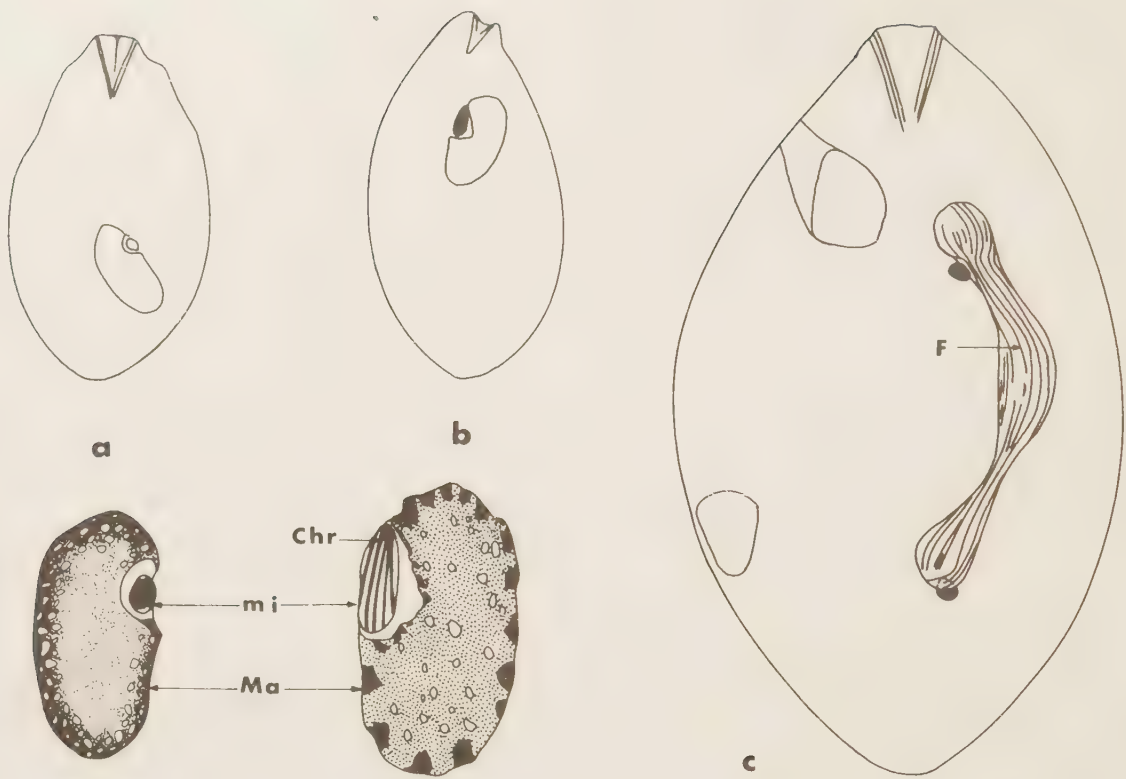


FIG. 45. — *Alloiozona* : appareil nucléaire;
a) normal; b) micronoyau en prophase; c) division.
Chr: chromosomes composés; F: filaments macronucléaires; Ma: macronoyau; mi: micronoyau.

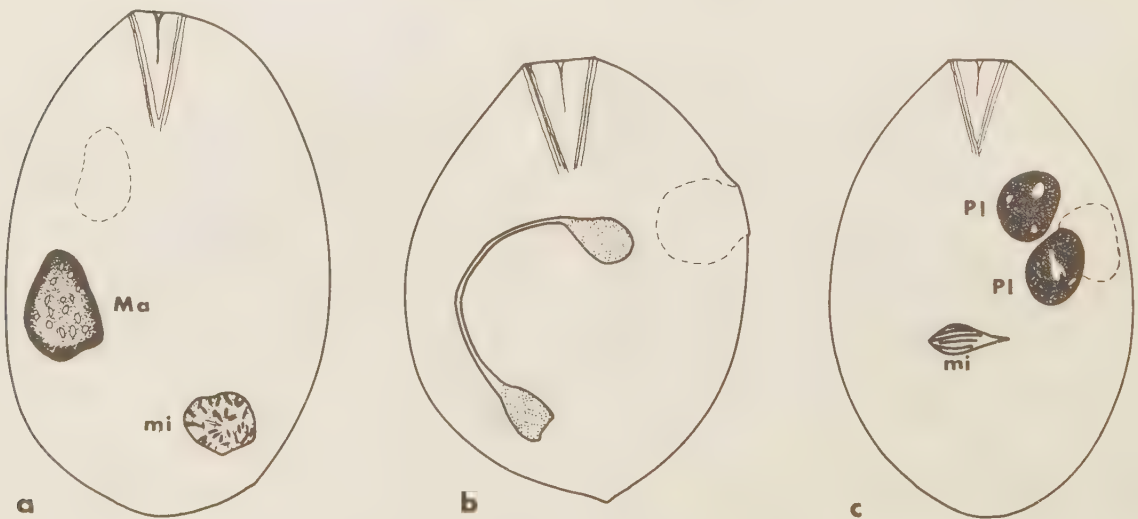


FIG. 46. — *Alloiozona* : appareil nucléaire;
a) préconjugant; b) ex-conjugant: division de syncaryon; c) ex-conjugant à 2 primordiums et 1 micronoyau
Ma: macronoyau; mi: micronoyau; Pl: primordium. (a, b, c, $\times 1100$.)



FIG. 47. — *Alloiozona* : appareil nucléaire;

a) ex-conjugant en division; b) résultat de la division d'un ex-conjugant avant la fusion des primordiums; c, d) ex-conjugant à micronoyaux divisés; e) division progame d'un ex-conjugant; f) ex-conjugant à 2 primordiums et 2 micronoyaux.

Ma : macronoyau; mi : micronoyau; Pl : primordium. ($\times 1100$).

diums; 1 macronoyau rond et 1 micronoyau (fig. 47 b) : le résultat de la division d'un Cilié à deux primordiums non encore fusionnés; 1 macronoyau et 2 micronoyaux pouvant ou non être en division (fig. 47 c et d) : ex-conjugant où la division du micronoyau a précédé la division du macronoyau; 1 macronoyau et 2 micronoyaux vésiculeux arrondis (fig. 47 e) : division progame d'un ex-conjugant prêt à conjuguer à nouveau; 2 macronoyaux et 2 micronoyaux dont un en dégénérescence (fig. 47 f) : stade à 2 primordiums et 2 micronoyaux [DOGIEL et FEDEROWA (1925 a)].

e) *Le système fibrillaire* :

La limite ecto-endoplasmique, fine, s'épaissit au niveau du cytoprocte.

Les fibres reliées aux cinétosomes : dans la région antérieure, elles forment une sorte d'armature autour du cytopharynx (fig. 44); les plus internes sont issues des cils de l'anneau péri-cytostomien, et elles s'infléchissent pour rejoindre la paroi du cytopharynx; les fibres moyennes, également issues des cils de l'anneau péri-cytostomien, sont plus fines, et aussi plus nom-

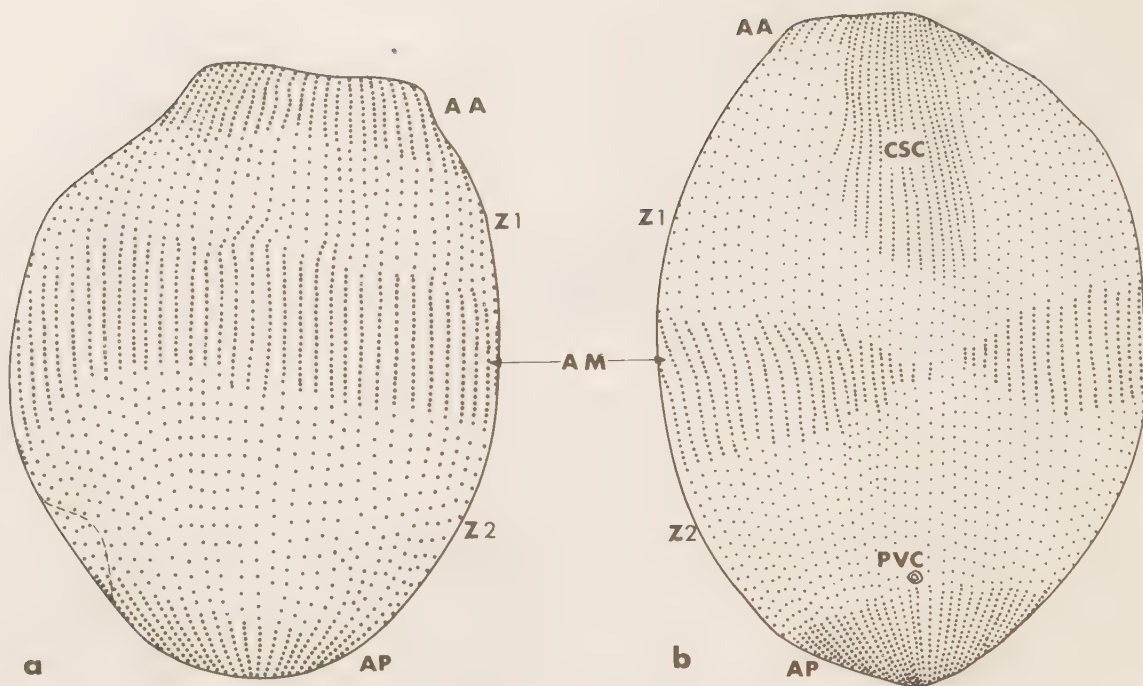


FIG. 48. — *Alloiozona* : ciliature : a) de la face ventrale, b) de la face dorsale.

AA : anneau cilié antérieur; AM : anneau cilié moyen; AP : anneau cilié postérieur; CSC : cinéties sus-concrétionnaires; PVC : pore de la vacuole contractile; Z1 : zone non ciliée antérieure; Z2 : zone non ciliée postérieure. (a, b, $\times 1340$)

breuses; elles s'enfoncent dans le cytoplasme, et constituent un cône fibrillaire dense; les plus externes sont épaisses, peu nombreuses, et elles ont pour origine les premiers cils de l'anneau somatique antérieur cilié; elles sont plus longues que les fibres moyennes; un autre système de fibres longe la paroi du cytostome et du cytopharynx, depuis les premiers cils de l'anneau péribuccal jusqu'au fond de la cavité cytopharyngienne. Les fibres qui entourent la vacuole à concrétions et forment sa « membrane » ont pour origine les cinétosomes des cils sus-jacents.

f) Autres inclusions :

L'appareil de Golgi n'a pu être mis en évidence. Le chondriome est localisé à la périphérie de l'endoplasme, comme chez *Isotricha*. Très abondant dans la partie antérieure de la cellule (fig. 44), il entoure également la vacuole à concrétions.

2°) Ciliature de l'individu en interphase :

a) Ciliature somatique :

Le corps est entièrement recouvert de cinéties longitudinales (80 environ), presque toutes bipolaires. Les cinétosomes sont répartis inégalement le long des cinéties, et ils ne portent des cils que dans trois zones, une antérieure, une moyenne et une postérieure (fig. 48). La zone ciliée antérieure, régulière sur la face ventrale (fig. 48 a), forme un anneau s'étendant jusqu'au quart de la cellule; les cinétosomes y sont serrés les uns contre les autres. Sur la face dorsale (fig. 48 b), une quinzaine des cinéties de l'anneau cilié se prolongent au-dessus de la vacuole à concrétions, jusque dans la zone non ciliée n° 1; les cinétosomes y sont serrés et portent des cils. WOLSKA (1964 a) met en doute l'existence de ces cils; il est vrai qu'ils sont très courts, et logés entre de hautes crêtes ectoplasmiques. Le microscope électronique nous confirmera leur présence. La zone non ciliée n° 1 montre que, si les cinéties de l'anneau antérieur y continuent

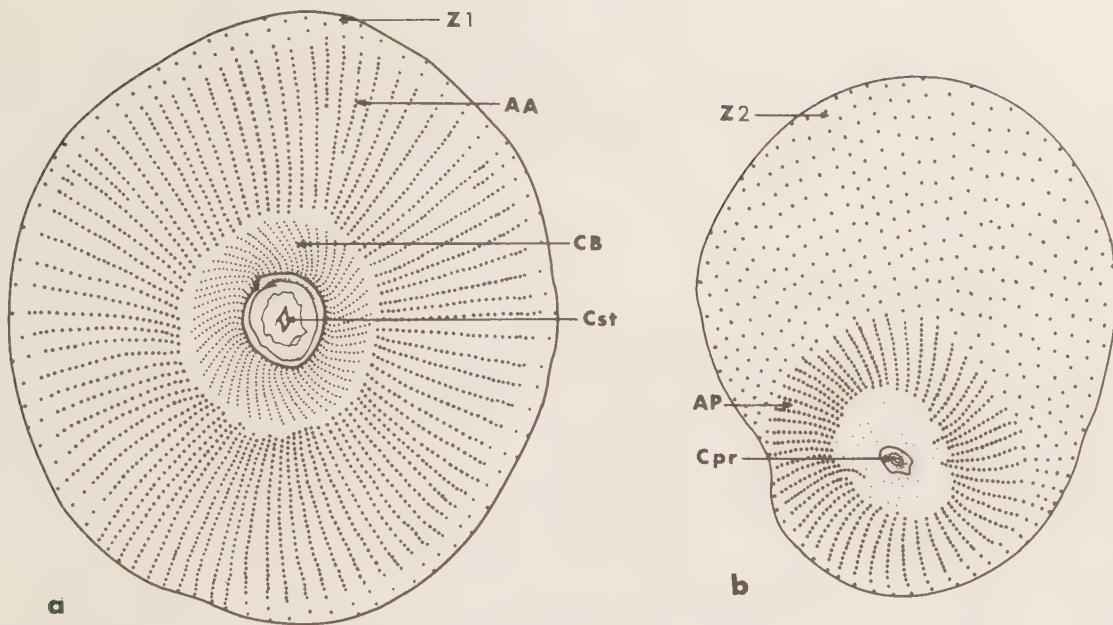


FIG. 49. — *Alloiozona* : ciliature : a) du pôle antérieur, b) du pôle postérieur.

AA : anneau cilié antérieur; AP : anneau cilié postérieur; CB : couronne ciliée péribuccale; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; Z1 : zone non ciliée antérieure; Z2 : zone non ciliée postérieure. (a, $\times 1960$) (b, $\times 1220$).

normalement leur trajet, par contre les cinétosomes sont très espacés et ne portent pas de cils. Cette zone est envahie sur la face dorsale par les cinéties « sus-concrétionnaires ». La zone ciliée moyenne dessine un anneau plus ou moins large, dans lequel les cinétosomes sont à nouveau rapprochés, et qui est parfois interrompu sur la face dorsale, immédiatement en arrière des cinéties sus-concrétionnaires. La zone non ciliée n° 2 est un anneau régulier, à cinétosomes espacés, nus. La zone ciliée postérieure forme un anneau très régulier qui ne s'étend pas jusqu'au pôle postérieur (fig. 49 b), dont il est séparé par une surface nue, parsemée de petits granules argyrophiles qui pourraient être des cinétosomes. Au centre de cette région se trouve le cytoprocte.

b) Ciliature péri-buccale :

Autour du cytostome se trouve une étroite couronne ciliée (fig. 49 a), sur une partie aplatie de la paroi (fig. 44). Ses cinéties très courtes, au nombre d'une cinquantaine, portent des cils moins longs que les cils somatiques, et elles sont disposées en spirale de la gauche vers la droite.

Elles sont séparées de l'anneau cilié antérieur somatique par un petit espace nu.

3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division :

Au début de la division (fig. 50 a), sur la face dorsale, au niveau de l'anneau cilié moyen, en arrière des cinéties sus-concrétionnaires, et en continuité avec elles, les cinétosomes se multiplient et deviennent ciliés; en même temps, l'ectoplasme se soulève en crêtes argyrophiles. Les concrétions calciques apparaissent dans une nouvelle vacuole qui se forme sous les crêtes; elles sont d'abord deux ou trois seulement, puis elles deviennent plus nombreuses. Ensuite, toutes les cinéties de l'anneau moyen s'allongent et s'interrompent (fig. 50 b et c), séparant ainsi deux anneaux ciliés dont le plus antérieur va former l'anneau postérieur du proter, et l'autre, l'anneau antérieur somatique de l'opisthe. Dans ce dernier, les cinétosomes de la partie antérieure se multiplient, et l'extrémité antérieure des cinéties s'isole, constituant la couronne ciliée péribuccale de l'opisthe. Les deux cellules-

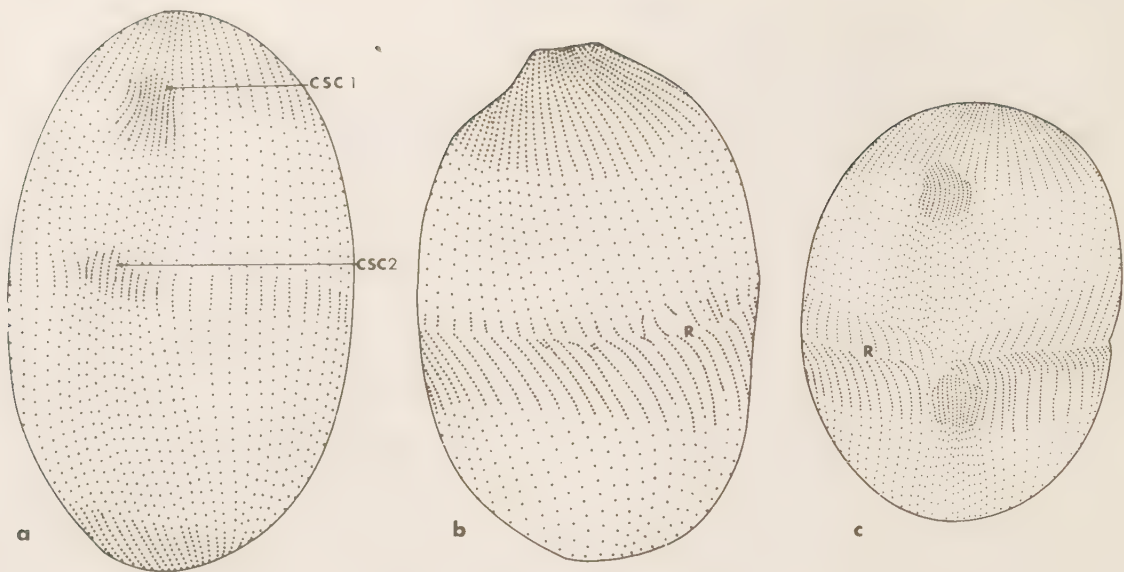


FIG. 50. — *Alloiozona* en division :

- a) ciliature de la face dorsale au début de la division; b) face ventrale : coupure des cinéties de l'anneau moyen;
c) ciliature de la face dorsale en fin de division.

CSC1 : anciennes cinéties sus-concrétionnaires; CSC2 : nouvelles cinéties sus-concrétionnaires;
R : ligne de rupture équatoriale des cinéties. (a, $\times 1150$) (b, $\times 1100$) (c, $\times 950$).

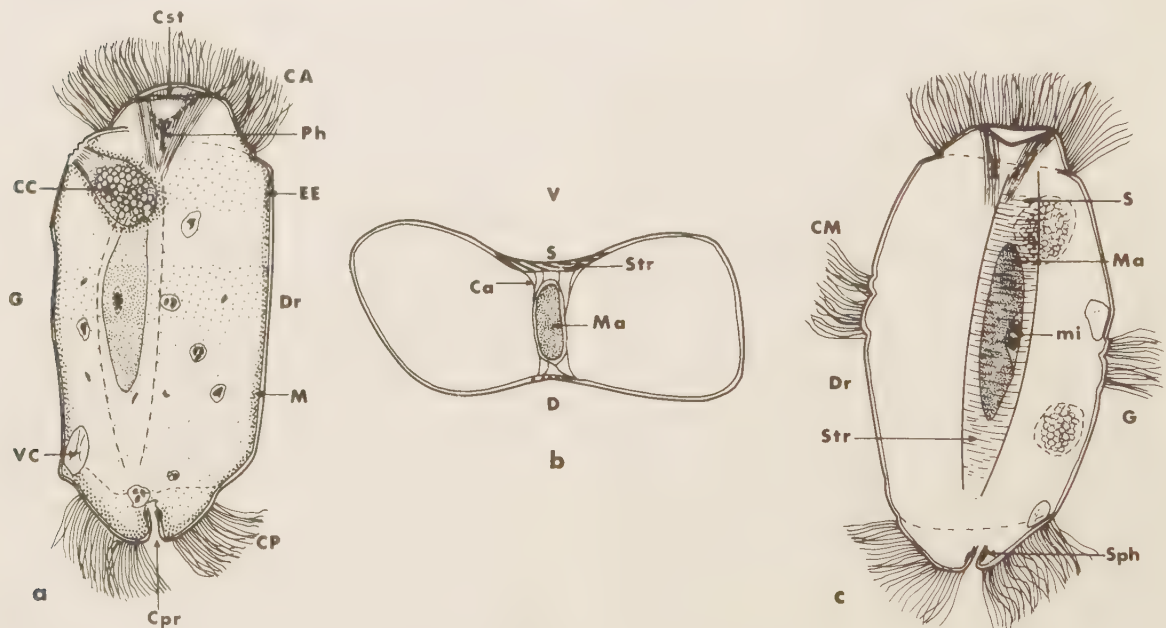


FIG. 51. — *Didesmis quadrata* : organisation générale;

- a) morphologie interne; b) coupe transversale équatoriale; c) division.

Ca : caryophore; CA : couronne de cils antérieurs; CC : vacuole à concrétions; CM : cils équatoriaux (division); CP : couronne de cils postérieurs; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; D : face dorsale; Dr : côté droit; EE : limite ecto-endoplasmique; G : côté gauche; M : mitochondries; Ma : macronoyau; mi : micronoyau; Ph : cytopharynx;
S : sillon ventral; Sph : sphincter du cytoprocte; Str : stries du sillon ventral; V : face ventrale;
VC : vacuole contractile. (a, $\times 1100$) (b, $\times 1580$) (c, $\times 890$).

filles se séparent ensuite. Les anneaux ciliés moyens du proter et de l'opisthe se forment seulement après la séparation totale, par multiplication des cinétosomes et apparition de cils.

L'étude de la ciliature et de la morphogénèse nous indique qu'*Alloiozona* est un Gymnostome typique. Il faut simplement noter qu'il existe une vacuole à concrétions, surmontée de cinétosomes ciliés, et que, à un moment donné de son cycle, le Cilié ne possède que deux anneaux ciliés somatiques, ce qui nous entraîne à considérer une espèce où la cellule adulte est de ce type.

II. — *Didesmis quadrata* FIORENTINI, 1890 :

Didesmis quadrata a été décrit par FIORENTINI en 1890 en même temps que *Didesmis ovalis*. HSIUNG (1929) crée l'espèce *Didesmis spiralis*, que STRELKOW (1939) assimile à *D. quadrata*. Celui-ci vit surtout dans le coecum, mais aussi dans le colon du Cheval.

1°) Organisation générale (fig. 51) :

Didesmis quadrata est un Cilié aplati dorso-ventralement (fig. 51 b). La partie moyenne est

quadrangulaire, prolongée par les deux extrémités plus étroites, tronquées et ciliées. Un rétrécissement limite d'ailleurs les deux zones ciliées terminales (fig. 51 a). La cellule mesure en moyenne 60μ de long sur 42μ de large. A l'avant s'ouvre le cytostome ovale, à l'arrière le cytoprocte étroit. La face dorsale peut être définie par la présence d'une vacuole à concrétions, déportée sur le côté gauche du corps, située en arrière de l'anneau cilié antérieur. La face ventrale est caractérisée par un sillon longitudinal médian (fig. 52 a), plus large au milieu du corps (12μ), plus effilé aux extrémités, et qui se termine avant d'atteindre les deux anneaux ciliés antérieur et postérieur. Dans ce sillon, des fibres transversales superficielles dessinent une fine striation irrégulière (fig. 51 b et 52 a). L'orientation que donne HSIUNG (1929) est l'inverse de celle que nous adoptons, en ce qui concerne les faces dorsale et ventrale.

a) Le cytoplasme :

L'ectoplasme, de $0,5\mu$ d'épaisseur, est un peu plus important au niveau de la vacuole à concrétions où il se soulève en crêtes argyrophiles, autour du cytoprocte et autour du cytostome. L'endoplasme est granuleux, irrégulier, contenant de nombreuses inclusions. Il est séparé de l'ectoplasme par une fine limite fibrillaire qui s'épaissit dans la partie postérieure, au ni-

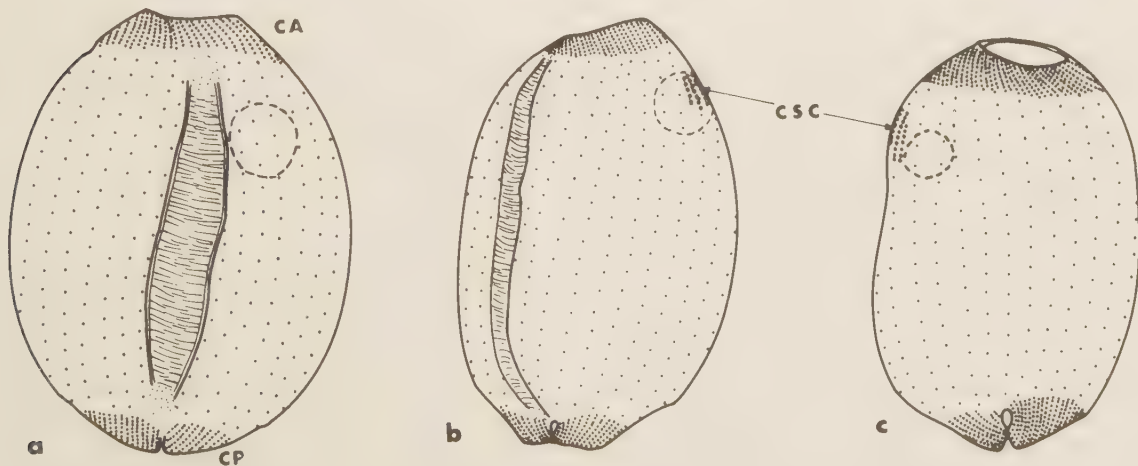


FIG. 52. — *Didesmis quadrata* : ciliature : a) face ventrale; b) vue latéro-ventrale gauche; c) face dorsale. CA : couronne de cils antérieurs; CP : couronne de cils postérieurs; CSC : cinéties sus-concrétionnaires. (a, b, c, $\times 900$).

veau de la zone ciliée, et autour du cytoprocte, où elle constitue un sphincter.

b) *Les vacuoles :*

Les vacuoles digestives sont peu nombreuses. La *vacuole contractile* est unique, située dorsalement, sur la gauche, sur le même méridien que la vacuole à concrétions, dans le tiers postérieur de la cellule. Elle se vide à l'extérieur par un pore circulaire ouvert au fond d'une faible dépression de la paroi. La *vacuole à concrétions* possède la même constitution que chez *Alloiozona*. Cependant, les concrétions sont ici plus petites et plus nombreuses. Cette formation est surmontée de 6 cinéties à gros cinétosomes [WOLSKA (1964 a)], de la base desquels partent les fibres constituant l'enveloppe de la vacuole.

c) *L'appareil digestif :*

Le cytotome, ovale, très largement ouvert, mesure $10\ \mu$ dans son plus grand diamètre. Le cytopharynx lui fait suite; en forme d'entonnoir, il se rétrécit rapidement, et il est déporté en profondeur vers la droite de la cellule. Il est entouré de nombreuses fibres, issues des cils de la couronne ciliée antérieure, qui forment une sorte d'armature. Le cytoprocte s'ouvre en fente au pôle postérieur, à l'extrémité d'un court canal.

d) *L'appareil nucléaire :*

— *Au repos :* le macronoyau, allongé ($22\ \mu \times 6\ \mu$), est situé vers le milieu du corps, parallèlement au grand axe de celui-ci. Son contenu est habituellement granuleux, très compact. Le micronoyau ($2\ \mu$) est allongé en fuseau, et logé dans une concavité du macronoyau. Sa structure, peu apparente, laisse parfois deviner une masse chromatique centrale (fig. 51 a).

— *En division :* les deux noyaux s'étirent, mais nous n'avons pu voir de structures filamenteuses dans le macronoyau; dans le micronoyau, la masse chromatique se répartit aux deux extrémités (fig. 51 c). Les deux micronoyaux-fils se séparent rapidement, alors que les deux macronoyaux-fils ne se séparent qu'à la fin de la cytodiérèse (fig. 54 b). Nous n'avons jamais trouvé, ni de conjugaison, ni d'ex-conjugants.

e) *Le système fibrillaire :*

— *La limite ecto-endoplasmique et ses dérivés :* la limite ecto-endoplasmique est très fine. Elle s'épaissit autour du cytoprocte, en un sphincter. Au niveau des stries transversales du sillon ventral, elle envoie des prolongements qui viennent entourer le système nucléaire, formant un caryophore du même type que celui décrit chez *Isotricha* (fig. 51 b).

— *Les fibres reliées aux cinétosomes :* les fibres pharyngiennes sont issues des cils de la couronne ciliée antérieure, et forment une armature en entonnoir autour du cytopharynx. Les fibres constituant l'enveloppe de la vacuole à concrétions dérivent des cinétosomes des 6 cinéties sus-concrétionnaires.

f) *Autres inclusions :*

L'ergastoplasme est visible à la périphérie de l'endoplasme, sous forme de petits bâtonnets, parallèles à la surface et aux cinéties. L'appareil de Golgi est absent. Le chondriome, peu abondant, se limite à la partie externe de l'endoplasme; il est plus important au niveau du cytoprocte.

2°) *Ciliature de l'individu en interphase* (fig. 52) :

a) *La partie antérieure ciliée :*

Soixante-dix courtes cinéties, disposées en spirale dextre, entourent le cytotome, mais elles n'y pénètrent pas. Les cinétosomes y sont serrés et cilières.

b) *La partie moyenne non ciliée :*

Un petit nombre de cinéties longitudinales (22) montrent des cinétosomes nus très espacés. Seule la région sus-concrétionnaire est recouverte de 6 cinéties à cils très courts (fig. 52 c) situés entre les crêtes ectoplasmiques argyrophiles, ce qui rend difficile la mise en évidence de ces cils, et ce qui explique que WOLSKA (1964 a) ne les ait pas vus. Les cinéties sus-concrétionnaires sont isolées des cinéties de l'aire antérieure. Sur la face ventrale, le sillon longitudinal ne porte pas de cinéties (fig. 52 a).

c) *La partie postérieure ciliée :*

Soixante-dix courtes cinéties à cinétosomes serrés et ciliés entourent le cytoprocte, qui les sépare en deux demi-anneaux latéraux. Sur la face ventrale (fig. 52 a), les cinéties gauches viennent affronter la fente cytopygienne, alors que les droites lui sont parallèles. Sur la face dorsale, les cinéties du champ gauche viennent aussi affronter le bord du cytoprocte, alors que celles du champ droit lui sont parallèles.

3°) *Morphogenèse et évolution de la ciliature au cours de la division :*

Au début de la division, sur les deux côtés de la cellule, apparaissent de courtes cinéties (7μ), très serrées, à cinétosomes ciliés; elles forment deux croissants, un droit et un gauche, de 30 à 35 cinéties chacun, les plus courtes étant aux extrémités du croissant (fig. 53 a et b). Sur la face latérale gauche (fig. 53 c), 5 à 6 cinéties du milieu du croissant s'allongent vers l'arrière et viennent recouvrir la vacuole à concrétions nouvellement formée, constituant les cinéties sus-concrétionnaires qui s'isolent

ensuite. Puis une constriction équatoriale coupe en deux parties inégales les cinéties des deux champs latéraux (fig. 54 a); la partie antérieure, plus étroite, deviendra l'anneau cilié postérieur du proter; la partie postérieure, plus large, constituera l'anneau cilié antérieur de l'opisthe. La constriction s'accroît, rapprochant les champs médians ciliés droit et gauche (fig. 54 b). Puis proter et opisthe se séparent.

L'étude morphologique nous montre que *Didesmis quadrata* est un Cilié simple, où les seuls éléments remarquables sont le sillon ventral et la vacuole à concrétions. L'étude de la ciliature et de la morphogénèse indique que *Didesmis quadrata* est un Gymnostome typique. Il faut noter cependant la présence de cinéties sus-concrétionnaires, comme chez *Alloiozona*, et le fait que, pendant la division, l'individu acquiert une couronne ciliée médiane.

III. — *Polymorpha ampulla* DOGIEL, 1929 :

Ce Cilié a été identifié par DOGIEL (1929) et il a été redécrit par HSIUNG (1930 b), mais ces

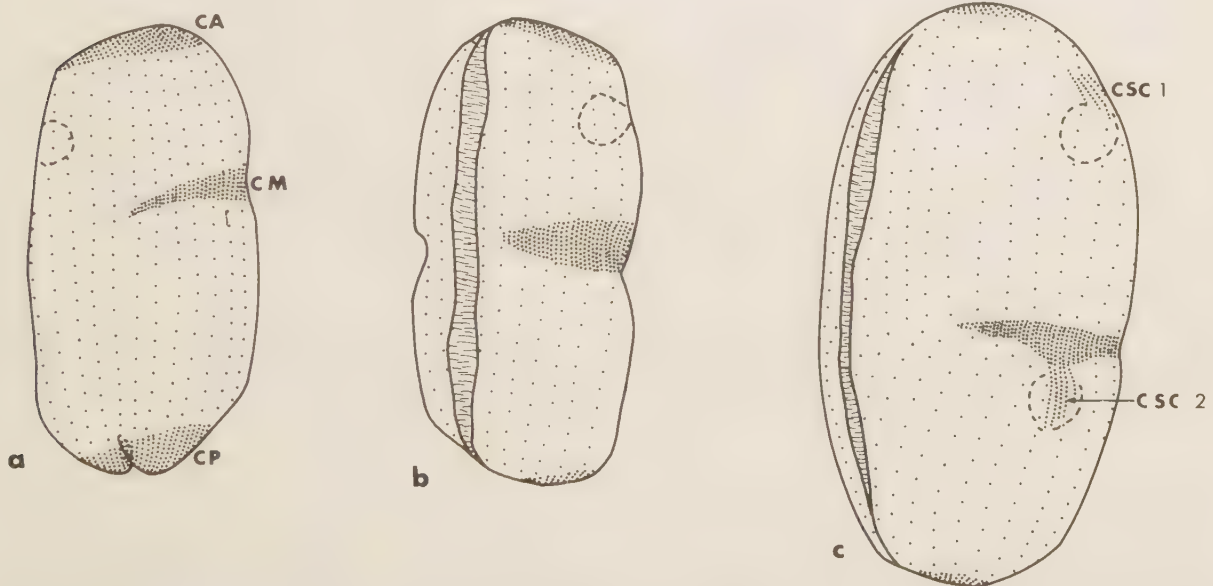


FIG. 53. — *Didesmis quadrata* : début de la division; a) vue latérale droite; b) vue latéro-ventrale gauche; c) vue latéro-ventrale gauche : formation de cinéties sus-concrétionnaires.

CA : couronne de cils antérieurs; CM : croissant de cils équatoriaux; CP : couronne de cils postérieurs; CSC 1 : anciennes cinéties sus-concrétionnaires; CSC 2 : nouvelles cinéties sus-concrétionnaires.

(a, b, $\times 890$) (c, $\times 1170$).

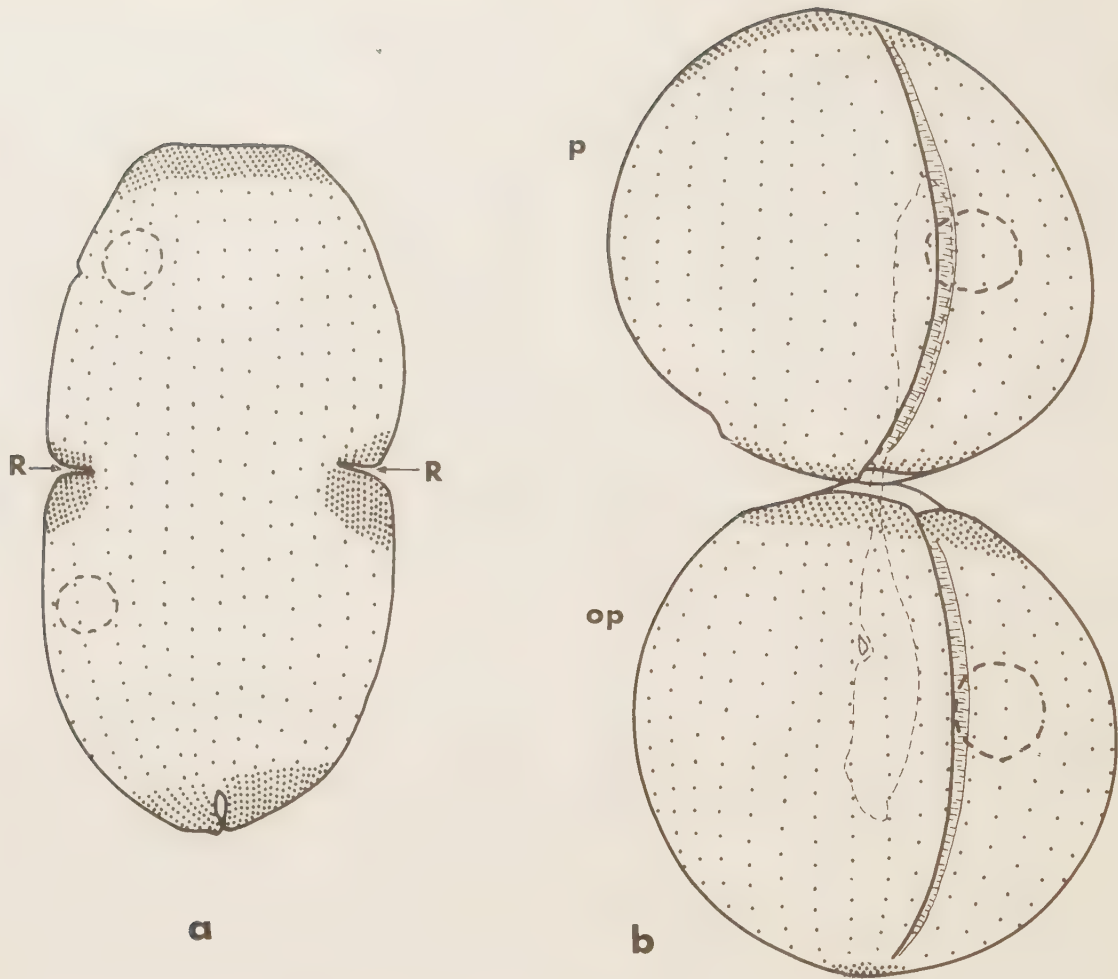


FIG. 54. — *Didesmis quadrata* : fin de division;
a) face dorsale : début de constriction équatoriale; b) face ventrale : stade précédant la séparation.
op : opisthe; pr : proter; R : constriction équatoriale. (a, $\times 1150$) (b, $\times 1530$).

auteurs n'ont pas étudié la morphogénèse. *Po-lymorpha* vit surtout dans le colon du Cheval, mais on peut le rencontrer aussi dans le coecum.

1°) Organisation générale (fig. 55 a) :

La cellule est ovoïde, à extrémité antérieure rétrécie et tronquée, et à extrémité postérieure arrondie. Son aspect général est celui d'une bouteille (fig. 55 a). La partie antérieure, en forme de goulot, est ciliée; quelques longs cils garnissent le pôle postérieur. Le corps mesure en moyenne 28μ de long, sur 13μ de large. A

l'avant s'ouvre un cytostome rond, à l'arrière un cytoprocte étroit. La partie dorsale est définie conventionnellement par la présence d'une vacuole à concrétions.

a) Le cytoplasme :

L'ectoplasme est épaissi au niveau de la vacuole à concrétions, où il dessine des crêtes élevées, et autour du cytoprocte. Il contient les cinétosomes des deux zones ciliées; dans la partie moyenne, non ciliée, de la cellule, il n'existe pas, comme chez *Alloiozona* et *Didesmis*, de cinétosomes nus; par contre, l'ectoplasme est

marqué de plis longitudinaux peu profonds, et nombreux. L'endoplasme est séparé de l'ectoplasme par une limite fibrillaire; il est granuleux, hétérogène. Il peut contenir, outre les in-

clusions habituelles, des amas de petits globules réfringents, qui ont été identifiés par HSIUNG comme étant des Chytridiacées du genre *Sphaerita* (fig. 55 b).

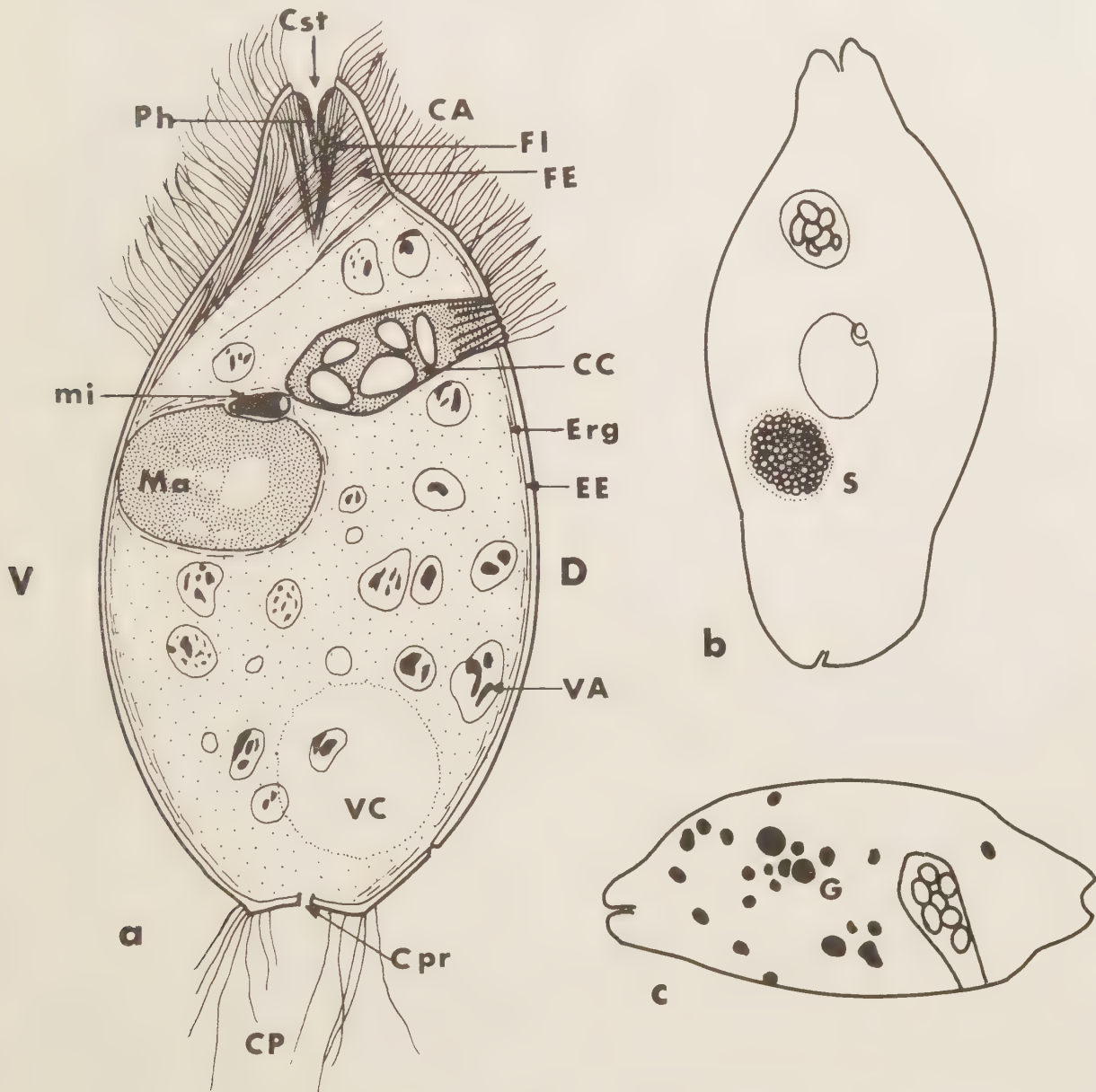


FIG. 55. — *Polymorpha ampulla* :

a) organisation générale; b) individu parasité par *Sphaerita*; c) individu à granules Feulgen-positifs.

CA : couronne de cils antérieurs; CC : vacuole à concrétions; CP : cils postérieurs; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; D : face dorsale; EE : limite ecto-endoplasmique; Erg : ergastoplasme; FE : fibres externes; FI : fibres internes; G : granules Feulgen-positifs; Ma : macronoyau; mi : micronoyau; Ph : cytopharynx; S : *Sphaerita*; V : face ventrale; VA : vacuole alimentaire; VC : vacuole contractile.

(a, $\times 4320$) (b, $\times 2000$) (c, $\times 3130$).

b) *Les vacuoles :*

Les vacuoles alimentaires, nombreuses, contiennent surtout des bactéries plus ou moins détruites. La *vacuole contractile*, postérieure, est unique, et s'ouvre à l'extérieur par un pore dorsal situé sur le même méridien que la vacuole à concrétions. La vacuole à concrétions minérales possède la même constitution que celles des deux *Gymnostomes* précédemment décrits. Elle est surmontée de cinéties ciliées, qui, apparemment, ne se différencient pas de la ciliature somatique antérieure. Les concrétions, qui peuvent atteindre $2\ \mu$ de long, sont en nombre réduit (5 ou 6, parfois 10).

c) *L'appareil digestif :*

Le cytostome, de $1,5\ \mu$ de diamètre, est placé au sommet d'un petit mamelon non cilié. Il lui fait suite un cytopharynx en entonnoir, très court, accompagné de nombreuses fibres formant armature. Le cytoprocte est arrondi, entouré de quelques cinéties courtes.

d) *L'appareil nucléaire :*

— *Au repos* : ovoïde, de $8\ \mu$ de long sur 5 à $6\ \mu$ de large, le macronoyau n'a pas de position fixe, mais il est souvent situé dans le milieu de la cellule. Le micronoyau, de $2\ \mu$ de long, est placé, soit à une extrémité, soit vers le milieu du macronoyau, dans une concavité de ce dernier. Son contenu, compact, est Feulgen-positif.

— *En division* : le macronoyau s'allonge, et il apparaît à l'intérieur des filaments longitudinaux. Le micronoyau s'allonge également, mais il n'a pas été possible d'y distinguer des chromosomes. Les deux micronoyaux-fils se séparent très tôt, alors que les macronoyaux-fils restent très longtemps liés, même après la cytodierèse, par un cordon enveloppé d'une mince couche cytoplasmique.

— *La conjugaison* : une seule fois, nous avons observé deux Ciliés accolés par le cytostome, mais nous n'avons pas vu d'échanges nucléaires (fig. 57 a).

L'appareil nucléaire peut prendre des aspects anormaux : parfois, il n'est plus possible de distinguer les deux noyaux; par contre, de nombreux granules Feulgen-positifs sont disséminés

dans le cytoplasme (fig. 55 c). Il s'agit sans aucun doute d'un remaniement nucléaire. Nous avons trouvé, dans un individu en division, 1 macronoyau et 4 micronoyaux; nous devons, en l'absence d'autres figures, supposer qu'il s'agit là d'un stade de division après conjugaison (voir *Isotricha*, fig. 10 d).

e) *Le système fibrillaire* (fig. 55 a) :

La limite ecto-endoplasmique, fine, est épaisse dans la région antérieure ciliée, et à l'arrière, au niveau du cytoprocte; elle n'envoie pas de prolongements intraendoplasmiques. Les fibres reliées aux cinétosomes : elles constituent l'armature pharyngienne, qui est formée de deux parties : 1) les fibres internes, issues des cinétosomes proches du cytostome, s'enfoncent dans le cytoplasme, formant un entonnoir à angle fermé; 2) les fibres externes, issues des cinétosomes suivants, plus épaisses, forment un deuxième entonnoir, à angle plus ouvert; elles rejoignent en profondeur les fibres internes, puis s'infléchissent vers la face ventrale. Les fibres issues des cinétosomes des cinéties sus-concrétionnaires forment la paroi de la vacuole à concrétions.

f) *Autres inclusions :*

L'appareil de Golgi et le chondriome n'ont pu être mis en évidence. L'ergastoplasme est abondant; il est localisé, en particulier, à la périphérie de l'endoplasme, où il forme des traînées longitudinales, et autour de l'appareil nucléaire.

2°) *Ciliature d'un individu en interphase* (fig. 56) :

a) *La zone ciliée antérieure :*

Elle occupe le tiers de la cellule, et elle est composée de 25 cinéties disposées en spire dextre autour du cytostome qu'elles n'atteignent pas (fig. 56 c). Un bourrelet non cilié les en sépare en effet. Le bord du cytostome est parfois souligné de gros granules argyrophiles (vestiges d'un anneau péribuccal ?) Sur la face ventrale (fig. 56 b), les cinéties atteignent toutes le bourrelet apical. Sur la face dorsale, par contre, on compte, au-dessus de la vacuole à concrétions, 4 ou 5 cinéties plus courtes, formant avec

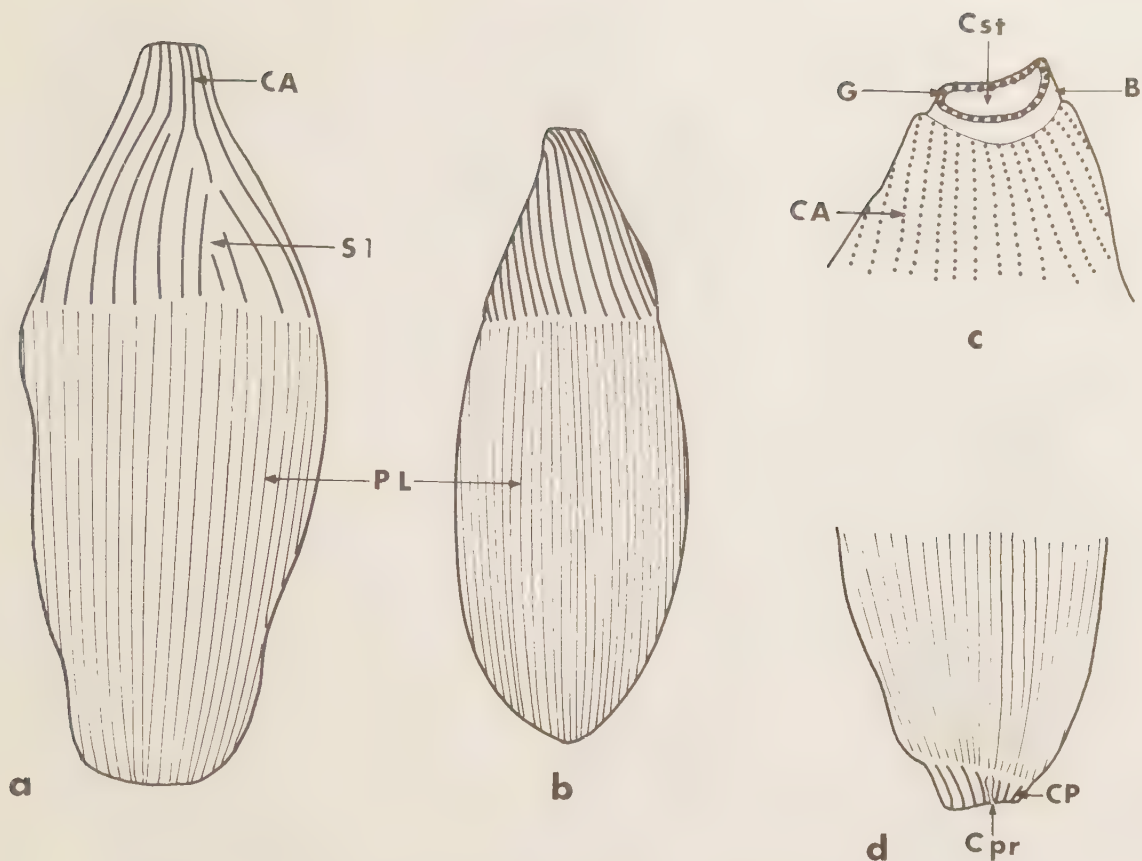


Fig. 56. — *Polymorpha ampulla* : ciliature;

a) face dorsale; b) face ventrale; c) extrémité antérieure; d) extrémité postérieure.

B : bourrelet non cilié; CA : cinéties de l'anneau antérieur; CP : cinéties de l'anneau postérieur; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; G : granules argyrophiles; PL : plis longitudinaux; S1 : ligne de sécance dorsale.
(a, $\times 2960$) (b, $\times 2000$).

les autres une sorte de ligne de sécance antérieure (S1) (fig. 56 a).

b) La zone moyenne nue :

Sa paroi est parcourue par de petits plis longitudinaux irréguliers, nombreux; les sillons qui séparent ces petites crêtes sont faiblement argyrophiles; nulle part, on ne trouve trace de cinétosomes.

c) La zone postérieure ciliée :

Le cytoprocte est entouré d'une dizaine de très courtes cinéties, de 3 ou 4 cinétosomes chacune (fig. 56 d); leurs cils sont plus longs que ceux de la zone antérieure. Aucune relation ne peut être établie, sur le Cilié adulte, entre

les sillons argyrophiles de la zone moyenne et les cinéties des deux extrémités ciliées.

3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division :

Les cinéties A de la région antérieure s'allongent, puis se coupent, isolant une couronne ciliée B (fig. 57 b et c). Sur la face dorsale, l'extrémité antérieure des cinéties droites de B se courbe vers la gauche (fig. 58 a), coiffant 3 ou 4 cinéties médianes gauches, ce qui amorce l'arrangement définitif des cinéties sus-concrétionnaires de l'opisthe et la ligne de sécance antérieure (S1); en même temps, une deuxième vacuole à concrétions apparaît à ce niveau. A la

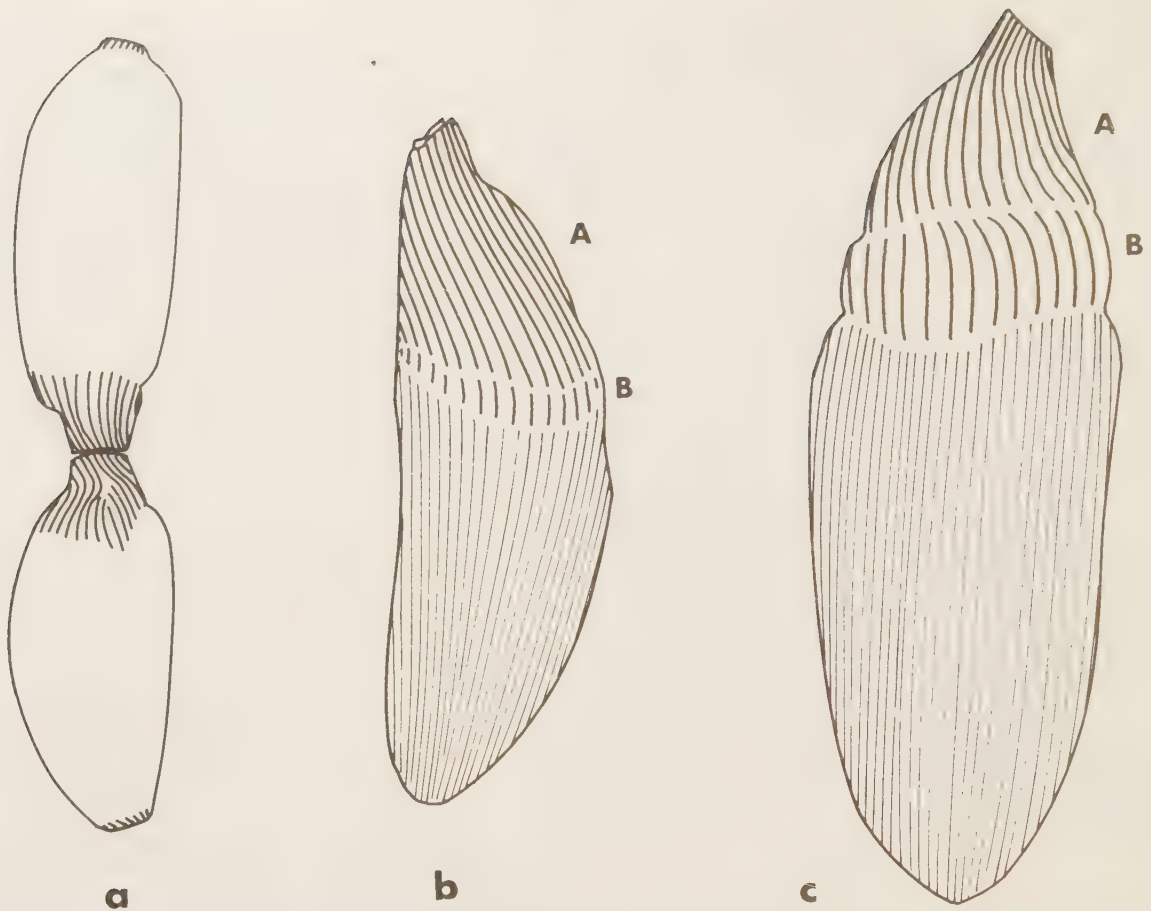


FIG. 57. — *Polymorpha ampulla* : a) conjugaison; b) et c) face ventrale : premiers stades de la division.
Explications des lettres dans le texte. (a, $\times 2\,800$) (b, $\times 2\,240$) (c, $\times 3\,000$).

partie postérieure de A, des plis longitudinaux de la paroi apparaissent entre les cinéties, délimitant ainsi les deux régions A1 et A2 (fig. 58 b). Les cinéties de A2 s'allongent et leurs cinétosomes s'espacent. Les plis longitudinaux s'allongent en même temps (fig. 58 c). L'extrémité antérieure des cinéties de B s'épaissit et se courbe. Les cinétosomes de A2 disparaissent (fig. 58 d), et une constriction se dessine entre A2 et B. L'extrémité antérieure courbée des cinéties de B s'isole (fig. 58 e) en un anneau de courtes cinéties B1. Enfin la constriction isole B1 de B2 (fig. 58 f) et les deux individus-fils se séparent. A1 et A2 constituent la ciliature du proter; B2 et les cinéties postérieures de la cellule-mère constituent la ciliature de l'opisthe.

La seule particularité morphologique de *Polymorpha ampulla* est la présence d'une vacuole

à concrétions. L'étude de la ciliature et de la morphogénèse prouve que *Polymorpha* est un Gymnostome typique; la réduction de la ciliature est à noter.

IV. — Les rapport entre *Alloiozona trizona*, *Didesmis quadrata* et *Polymorpha ampulla* :

Si *Alloiozona* possède normalement 3 anneaux ciliés, *Didesmis* et *Polymorpha* n'en ont plus que deux. Cependant, ces deux espèces, au cours de la division, présentent toujours un stade à 3 anneaux ciliés (fig. 54 a et 58 d par exemple). Les trois espèces présentent une morphogénèse et une ciliature de type Gymnostome; mais sont-ce des *Rhabdophorina* ou des *Cyrtophorina* ? Ils possèdent tous un système

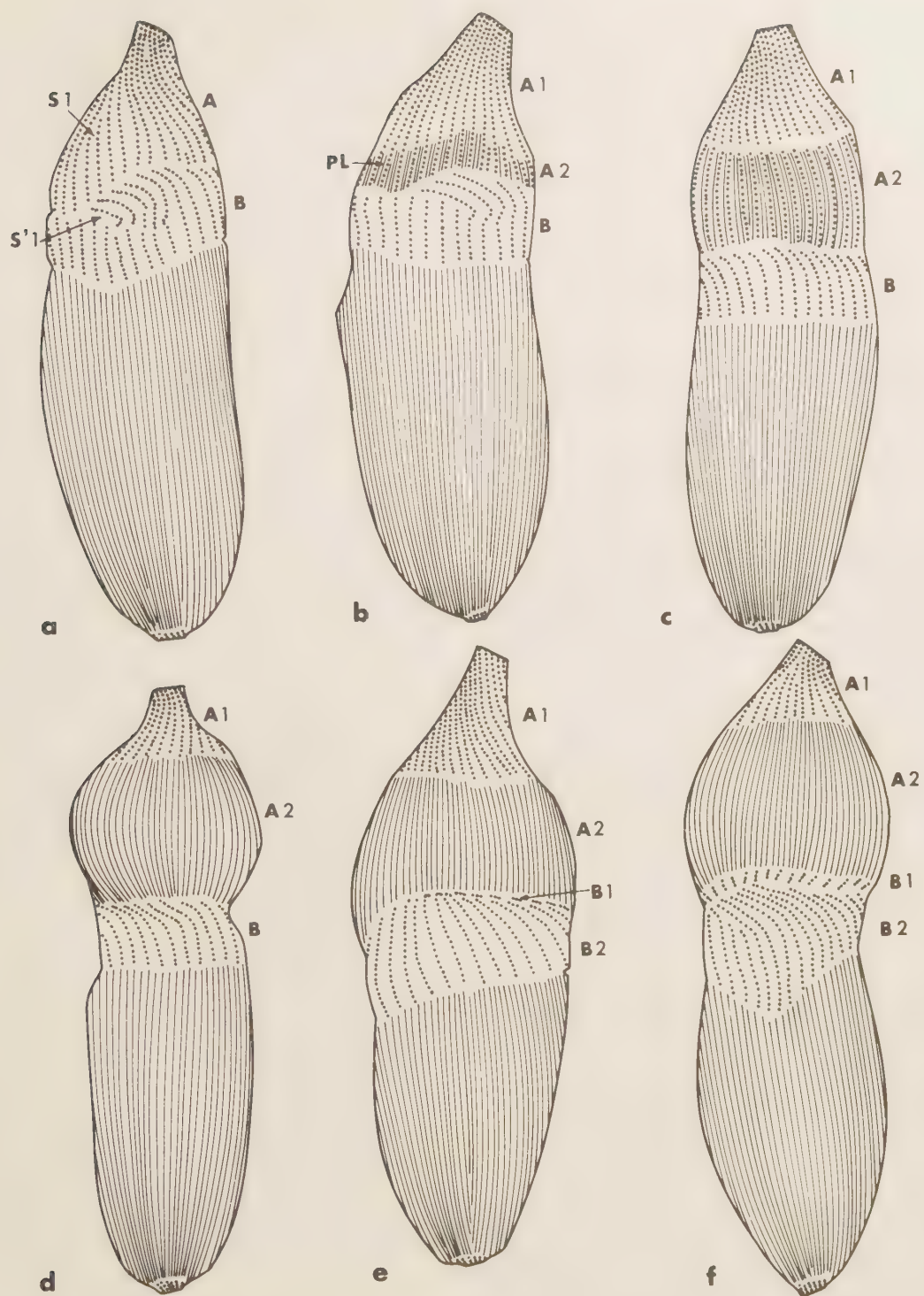


FIG. 58. — *Polymorpha ampulla*: évolution de la ciliature au cours de la division;
a, b) face dorsale; c, d, e) face ventrale; f) face dorsale.

Explications des lettres dans le texte. ($\times 2130$).

fibrillaire important entourant le cytopharynx et formant armature; ils présentent donc des affinités avec les *Cyrtophorina*. De plus, on ne trouve jamais de trichocystes. Seule la microscopie électronique peut nous faire connaître la nature des fibres cytopharyngiennes, et nous permettre de les comparer avec une nasse typique. Mais déjà l'absence de trichocystes et la présence d'une armature pharyngo-buccale nous incitent à placer ces trois genres dans un groupe à part, entre *Rhabdophorina* et *Cyrtophorina*.

En récoltant notre matériel, nous avons été tout naturellement amenés à étudier quelques représentants des Trichostomes; les *Paraisotrichidae* montrent une vacuole à concrétions qui les rapproche des Gymnostomes; l'armature vestibulaire des *Blepharocorythidae*, semblable en apparence à celle des *Paraisotrichidae*, nous a entraîné à l'étude, au microscope électronique principalement, de deux représentants de cette famille. Enfin, et surtout, il était intéressant de connaître les analogies et les différences existant entre les Trichostomes des Equidés et ceux des Ruminants.

C) QUELQUES TRICHOSTOMES DE L'INTESTIN DE CHEVAL

I. — La famille des *Paraisotrichidae* DA CUNHA, 1917 :

Après les travaux de nombreux auteurs, il ressort que cette famille comprend les trois espèces suivantes :

- *Paraisotricha colpoidea* FIORENTINI, 1890.
- *Paraisotricha minuta* HSIUNG, 1930.
- *Rhizotricha beckeri* (HSIUNG, 1930), WOLSKA, 1964.

Un travail important a été fait récemment par WOLSKA (1964-1965) sur ces trois espèces, travail qui porte sur la ciliature somatique et vestibulaire, et sur la morphogénèse. Nous avons étudié la morphogénèse chez *Paraisotricha colpoidea* en 1964 (b). Or, les conclusions de WOLSKA et les nôtres étant très différentes, nous avons cru nécessaire de refaire une description

détaillée de *Paraisotricha colpoidea* et *P. minuta*, en ce qui concerne en particulier la ciliature et son évolution au cours de la division.

Paraisotricha colpoidea FIORENTINI, 1890

Ce Cilié vit plus particulièrement dans le coecum du Cheval.

1°) Organisation générale (fig. 59 a) :

La cellule est ovoïde, à extrémité postérieure arrondie, et à extrémité antérieure plus étroite. L'apex, qui contient une vacuole à concrétions, est limité à l'arrière par un rétrécissement. Les sections transversales sont circulaires, et la partie la plus large est le milieu du corps. Il est possible de trouver des formes, soit plus allongées, soit plus globuleuses, mais toutes appartiennent à la même espèce. Ciliée sur toute sa surface, la cellule mesure de 65 à 110 μ de long sur 40 à 90 μ de large. L'orientation est donnée par la position de l'ouverture du vestibule et par celle de la vacuole à concrétions. Tous les auteurs s'accordent pour dire que celle-ci est dorsale par rapport à l'ouverture vestibulaire qui est ventrale et déportée vers la gauche. C'est cette orientation qui nous avait amené à prendre, chez les Gymnostomes que nous avons décrits, la vacuole à concrétions comme définissant la face dorsale.

a) Le cytoplasme :

L'ectoplasme, mince, homogène, contient les cinétosomes; il s'épaissit en de larges crêtes longitudinales entre les cinéties espacées (fig. 60); il contient à ce niveau un ergastoplasme abondant. Il s'épaissit également au pôle antérieur, où les cils sont plus longs qu'ailleurs, et autour du cytoprocte postérieur. L'endoplasme est séparé de l'ectoplasme par une limite fibrillaire. Il est granuleux, contient de nombreuses particules de nourriture et des vacuoles alimentaires.

b) Les vacuoles :

Les vacuoles alimentaires sont nombreuses, assez volumineuses. Il existe une seule vacuole

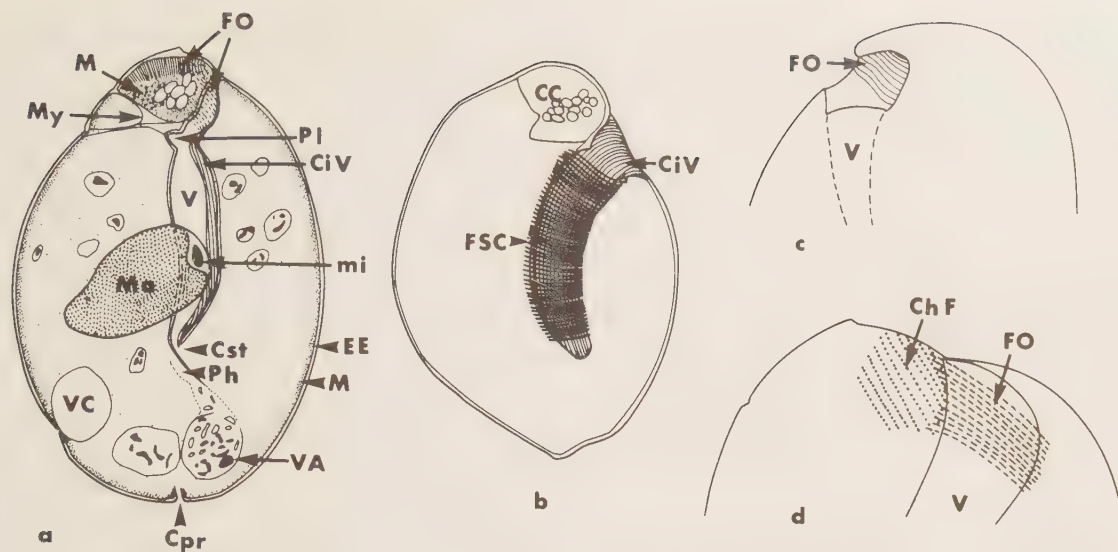


FIG. 59. — *Paraisotricha colpoidea* :

a) organisation générale (coupe longitudinale); b, c, d) système fibrillaire.

CC : vacuole à concrétions; ChF : champ frontal de cinéties; CiV : cinéties vestibulaires; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; EE : limite ecto-endoplasmique; FO : fibres obliques; FSC : fibres semi-circulaires; M : mitochondries; Ma : macronoyau; mi : micronoyau; My : « myonèmes »; Ph : cytopharynx; PI : plis dorsaux de la paroi à l'entrée du vestibule; V : vestibule; VA : vacuole alimentaire; VC : vacuole contractile. (a, $\times 870$) (b, $\times 800$).

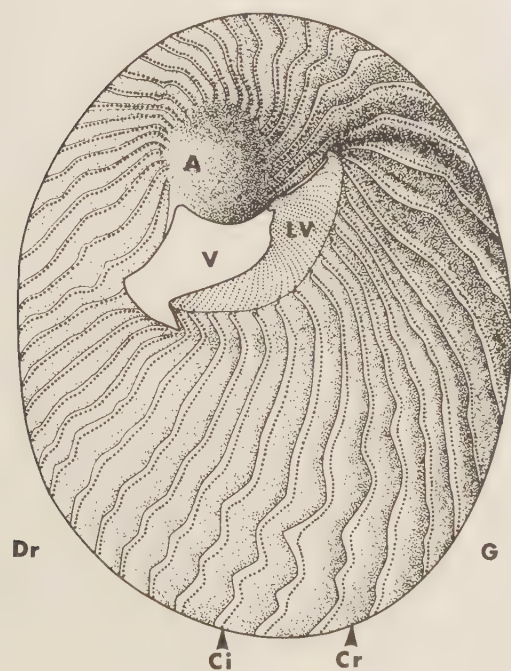


FIG. 60. — *Paraisotricha colpoidea* :
vue de la face ventrale.

A : apex; Ci : cinéties; Cr : crêtes ectoplasmiques; Dr : côté droit; G : côté gauche; LV : lèvres ventrale; V : ouverture du vestibule. ($\times 1190$).

contractile, qui débouche dans le pore rond de $0,5\mu$ de diamètre, en position latéro-dorsale droite (fig. 62 b). La vacuole à concrétions occupe tout l'apex de la cellule; elle contient de 10 à 15 granulations calciques ovoïdes très réfringentes. DOGIEL (1929) considérait que ces concrétions constituent une espèce de « statocyste ». En fait, pas plus que chez les Gymnostomes, nous ne savons quel rôle cette formation particulière peut jouer chez le Cilié. Le cytoplasme de la vacuole est dense, mais moins homogène que chez les Gymnostomes. Il contient en effet, outre les concrétions minérales, des petites granulations qui prennent les colorants des mitochondries. Les limites de la vacuole à concrétions sont, ici aussi, de nature fibrillaire.

c) L'appareil digestif :

— Le vestibule : son ouverture, antérieure, ventrale, est dissymétrique, la lèvre ventrale, garnie de nombreuses cinéties, étant déportée vers la gauche, alors que la lèvre dorsale, surmontée par un champ cilié apical, reste axiale, et que la partie latérale droite de l'ouverture n'est pas ciliée (fig. 60, 62 a et 63 a). La cavité

vestibulaire s'enfonce jusqu'aux deux tiers de la longueur dans le cytoplasme, en se rétrécissant progressivement. Les cinéties de la lèvre ventrale y pénètrent, et tapissent toute la paroi latéro-ventrale gauche en se spiralant (fig. 59 a et b). Par contre, les parois dorsale et latérale droite ne sont pas ciliées. La paroi dorsale, nue, montre, dans sa partie antérieure, de nombreux replis; elle se prolonge, au fond du vestibule, beaucoup plus loin que la paroi ventrale. Du fait de cette différence de longueur entre les parois dorsale et ventrale, le cytostome est mal défini; il n'est guère possible également de repérer un cytopharynx bien différencié.

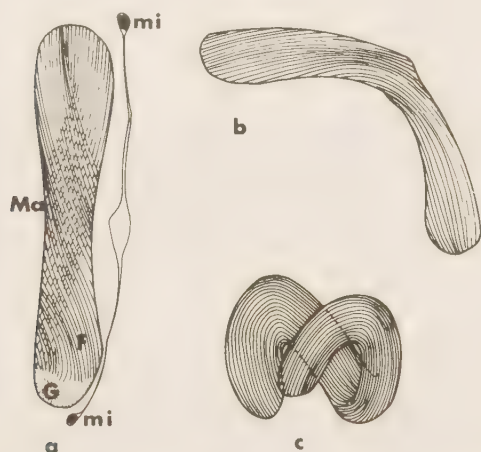


FIG. 61. — *Paraisotricha colpoidea* : appareil nucléaire; a) début de la division; b, c) divers aspects du macronoyau.

F : filaments; G : granules; Ma : macronoyau; mi : micronoyau. (a, $\times 830$).

— *Le cytoprocte*, situé au pôle postérieur, est une petite fente dorso-ventrale (fig. 62 c et d), dans laquelle débouche un court canal, autour duquel la limite ecto-endoplasmique s'épaissit en un sphincter.

d) L'appareil nucléaire :

— *Au repos* (fig. 59 a), le macronoyau, elliptique, a une position variable dans la cellule; il est cependant le plus souvent central. Il peut mesurer 22μ de long sur 10μ de large. Son contenu chromatique est granuleux et homogène. Le micronoyau est toujours logé dans une concavité du macronoyau, soit vers le milieu, soit à un pôle de ce dernier. Son contenu com-

pact est Feulgen-positif. Il mesure 2 à 3μ de longueur.

— *En division* (fig. 61), le macronoyau s'allonge démesurément (60μ), et se replie souvent sur lui-même (fig. 61 b et c). Des filaments spiralés longitudinaux apparaissent, alors que les extrémités restent granuleuses (fig. 61 a); puis tout devient filamenteux, et le noyau ressemble à un écheveau de laine. Le micronoyau s'allonge également, et son contenu chromatique se sépare en deux masses qui se portent aux extrémités (il ne nous a pas été possible de distinguer des chromosomes); le nucléoplasme qui relie les deux futurs micronoyaux reste clair, et peut se dilater en son milieu. Les deux micronoyaux-fils se séparent assez tôt, alors que les deux macronoyaux-fils se séparent tardivement, en fin de cytodiérèse, leur contenu reprenant l'aspect granulaire normal.

— *La conjugaison* : DOGIEL (1930) a décrit chez *Paraisotricha colpoidea* les stades qui précèdent la conjugaison, à savoir les divisions progames. Il a vu deux individus conjugant, mais n'a pas observé d'échanges nucléaires pendant la conjugaison. Par contre, à partir du syncaryon, il a montré les divisions que subissent les ex-conjugants, et les différents cas qu'il est alors possible de rencontrer; le cas normal est la formation, à partir du syncaryon, d'un macronoyau et d'un micronoyau; le macronoyau se divise pour donner deux primordiums qui fusionnent ensuite pour former le macronoyau définitif; la division qui suit peut cependant intervenir avant la fusion des deux primordiums; tous les cas possibles sont résumés dans un schéma tiré de DOGIEL (1930) (fig. 69). Nous avons placé ce schéma dans le texte relatif à *Paraisotricha minuta*, car c'est seulement dans cette espèce que nous avons trouvé des conjugants et observé des échanges nucléaires. Chez *Paraisotricha colpoidea*, nous avons effectivement retrouvé, chez des individus de taille réduite, des appareils nucléaires particuliers, à 3 macronoyaux, ou à 2 macronoyaux et un micronoyau, ou même à un macronoyau pour deux micronoyaux.

e) Le système fibrillaire (fig. 59) :

— *La limite ecto-endoplasmique et ses dérivés* : cette limite fibreuse mince s'épaissit au niveau du cytoprocte et au niveau de l'apex,

sous la touffe de cils longs antérieurs, et au-dessus de la vacuole à concrétions. Elle se prolonge également le long de la paroi du vestibule. Elle donne naissance à des ramifications qui unissent la paroi dorsale du vestibule à la paroi dorsale de la cellule; ces jonctions, appelées « myonèmes » par DOGIEL sont elles-mêmes ramifiées et anastomosées; certaines forment le plancher de la vacuole à concrétions, d'autres sont plus en arrière, mais de même direction (fig. 59 a).

— *Les fibres reliées aux cinétosomes* : à l'apex de la cellule, les cils des champs de cinéties frontal et dorsal donnent naissance à des fibres obliques dirigées vers la gauche; ces fibres limitent vers l'avant le cytoplasme de la vacuole à concrétions, et tapissent les parois dorsale et latérale gauche de l'entrée du vestibule (fig. 59 c et d). Elles n'existent d'ailleurs qu'à ce niveau antérieur de la cellule. Ce sont sans doute ces fibres que WOLSKA a appelées « fibres obliques ». Contrairement à cet auteur, nous n'avons jamais vu de telles fibres partir aussi du bord droit du « péristome ». La vacuole à concrétions possède donc, sur sa partie ventrale gauche, deux limites fibrillaires, l'une, externe, constituée par la limite ecto-endoplasmique, l'autre, interne, formée par les fibres obliques. Celles-ci s'étendant sur la gauche de l'apex, la double enveloppe fibrillaire se retrouve donc aussi sur la face gauche de la vacuole à concrétions. Par contre, les faces droite et dorsale, et le plancher de la vacuole à concrétions sont limitées seulement par les fibrilles ecto-endoplasmiques. Toutes ces observations seront confirmées par l'examen au microscope électronique.

— *Autres fibres* : d'un bout à l'autre du vestibule, on peut voir des fibres transversales épaisses, semi-circulaires, d'aspect rigide, colorables à l'hématoxyline, qui partent des cinéties vestibulaires, et viennent contourner le vestibule sur sa droite, pour se terminer dans sa paroi dorsale (fig. 59 b). Ces fibres correspondent à ce que nous avons appelé des « baguettes » [GRAIN (1963 c)] Elles forment une armature vestibulaire solide. WOLSKA signale la présence d'une fibre vestibulaire longitudinale dorsale spiralée qui se prolonge depuis l'entrée du vestibule jusqu'à l'extrémité postérieure de sa paroi dorsale. Nous n'avons pas vu cette

fibre; par contre, au microscope électronique, nous avons remarqué qu'il existe un sillon longitudinal dorsal dans la cavité vestibulaire. C'est probablement ce sillon (argyrophile) que WOLSKA a pris pour une fibre.

f) *Autres inclusions* :

L'appareil de Golgi n'a pas pu être mis en évidence. Le chondriome se limite à la partie périphérique de l'endoplasme et à la vacuole à concrétions. L'ergastoplasme, relativement abondant dans l'ectoplasme, forme dans les crêtes séparant les cinéties des petites traînées longitudinales.

2°) *Ciliature d'un individu en interphase* :

a) *Ciliature somatique* (fig. 62) :

La cellule est couverte de cinéties longitudinales, parfois légèrement spiralées, qui partent du pôle postérieur en direction du pôle antérieur que toutes n'atteignent pas. Dans la partie moyenne du corps, on en compte de 30 à 45. Dans la partie postérieure, les cinéties convergent vers le cytoprocte allongé (fig. 62 d), et elles peuvent même former des lignes de suture postérieures, dans le prolongement de la fente cytopygienne (fig. 62 c). Dans la partie antérieure du corps, les cinéties ont un arrangement particulier :

— *Face ventrale* (fig. 60, 62 a et 63 b) : sur la droite de cette face, la lèvre ventrale du vestibule n'est pas ciliée; c'est à ce niveau que viennent se terminer 4 cinéties somatiques. La partie gauche de la lèvre ventrale vestibulaire est plate et garnie de cinéties courtes. C'est au bord de cette zone ciliée que viennent aboutir une dizaine de cinéties somatiques, qui sont parfois en relation avec certaines des cinéties de la lèvre.

— *Face gauche* (fig. 62 a et 63 b) : sur cette face se trouve, en continuité avec la ciliature de la lèvre ventrale, un champ de courtes cinéties (15 environ) qui recouvre le côté gauche de la proéminence apicale. C'est à la base de ce champ que viennent aboutir 5 cinéties somatiques, pouvant ou non être rattachées à des cinéties du champ apico-latéral gauche. Un problème se pose dès maintenant; doit-on consi-

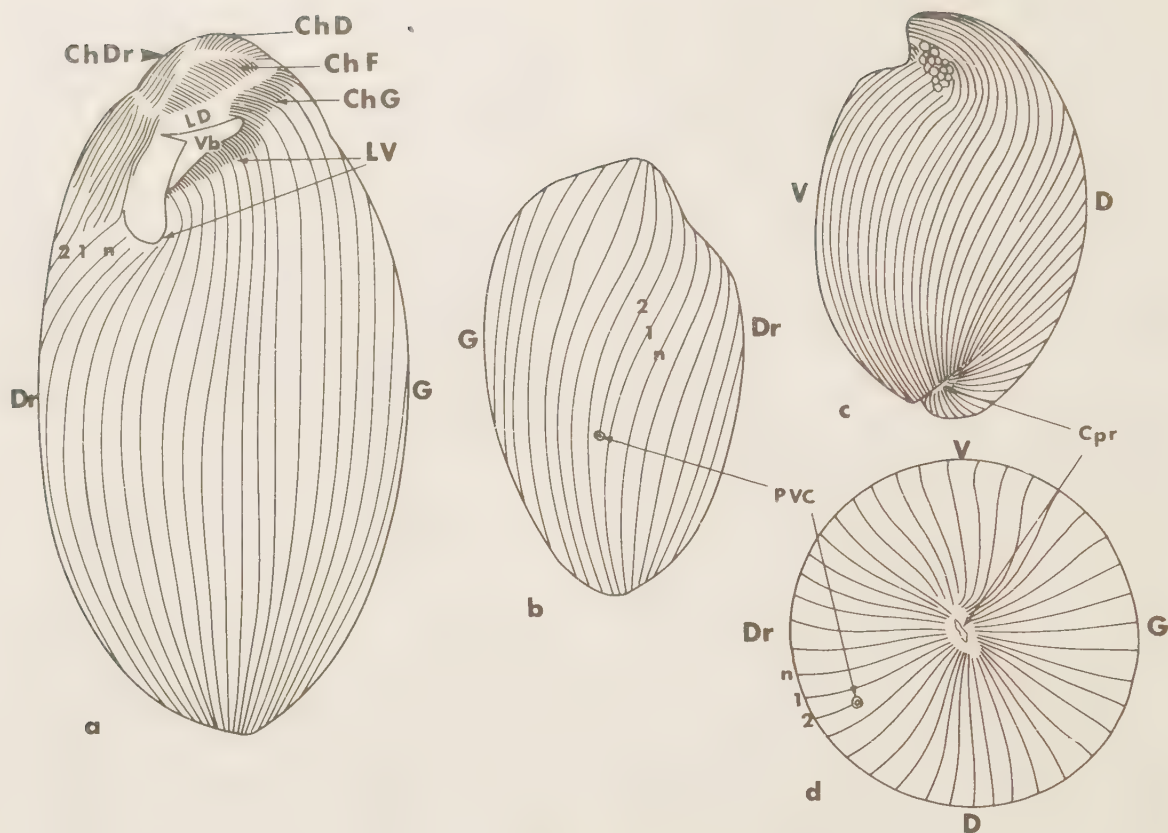


FIG. 62. — *Paraisotricha colpoidea*: ciliature;

a) face ventrale; b) face dorsale; c) vue latéro-dorsale gauche; d) pôle postérieur.

N° 1, 2, n: numérotation de Wolska pour les cinéties somatiques; ChD: champ dorsal; ChDr: champ droit; ChF: champ frontal; ChG: champ gauche; Cpr: cytoprocte; D: face dorsale; Dr: côté droit; G: côté gauche; LD: lèvres dorsale du vestibule; LV: lèvres ventrale; PVC: pore de la vacuole contractile; V: face ventrale; Vb: vestibule. (a, $\times 1370$) (b, $\times 700$) (c, $\times 510$) (d, $\times 810$).

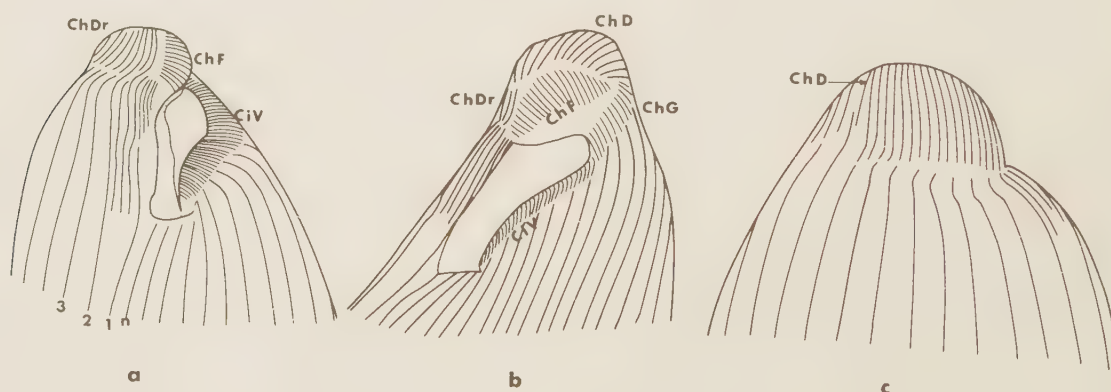


FIG. 63. — *Paraisotricha colpoidea*: ciliature de l'apex;

a) côté droit; b) vue latéro-ventrale gauche; c) face dorsale.

N° 1, 2, 3, n: numérotation de Wolska; ChD: champ dorsal; ChDr: champ droit; ChF: champ frontal; ChG: champ gauche; CiV: cinéties vestibulaires. ($\times 620$).

dérer ce champ ciliaire gauche comme appartenant à la ciliature somatique, ou à la ciliature vestibulaire ? D'une part, il est en continuité avec la ciliature de la lèvre ventrale du vestibule. D'autre part, ses cinéties ne s'enfoncent pas dans la cavité vestibulaire. Nous verrons, au cours de l'étude de la morphogénèse, que les cinéties des deux champs considérés ont la même origine, et que l'on doit considérer le champ apical gauche comme étant formé de cinéties somatiques.

— *Face dorsale* (fig. 62 a et 63 c) : un champ de 13 ou 14 cinéties courtes garnit la partie dorsale de l'apex (champ dorsal). A sa base arrivent 5 à 7 cinéties somatiques qui peuvent, là encore, être raccordées à certaines des cinéties du champ.

— *Face droite* (fig. 62 a et 63 a) : sur le côté droit de l'apex cellulaire, se trouve un champ de courtes cinéties (18) qui vient affronter le champ dorsal suivant « une ligne de sécance antérieure » (WOLSKA). Une dizaine de cinéties somatiques arrivent à la base de ce champ. Quelques complications interviennent dans la partie antérieure de ces cinéties somatiques. Pour nous repérer, nous adopterons la numérotation donnée par WOLSKA (1964 b) : Cinétie 1 = première cinétie somatique que l'on trouve à partir du bord droit du vestibule; Cinétie 2 = la suivante vers la droite de la cellule; Cinétie n = cinétie voisine de 1 sur la gauche. Entre les cinéties 1 et 2 s'intercalent 3 courtes cinéties (« triade » de WOLSKA) qui semblent avoir leur prolongement dans le champ apical latéral droit. Entre les cinéties 2 et 3 se trouvent 1 ou 2 cinéties interstitielles, qui se prolongent elles aussi dans le champ apical droit. Sur la gauche de l'extrémité antérieure de la cinétie 1 se trouvent 1 à 3 cinéties très courtes. WOLSKA n'en voit qu'une, fractionnée ou non, qu'elle appelle « membrane ondulante » ou encore « cinétie paraorale ». Nous verrons que ces quelques cinéties n'ont rien de spécial, et que leur apparition dans la morphogénèse n'a rien qui puisse les différencier des autres. La cinétie 2 se termine, postérieurement, au pôle de la vacuole contractile (fig. 62 b et d).

— *Face ventrale de l'apex* (fig. 62 a et 63 b) : elle est recouverte d'un champ frontal de 24 ou 25 courtes cinéties; ce champ surplombe l'ou-

verture vestibulaire, et c'est de la base de ses cils, et de ceux du champ dorsal, que partent les fibres obliques.

b) *Ciliature vestibulaire :*

Elle est constituée d'une trentaine de cinéties qui garnissent d'abord la lèvre ventrale du vestibule, puis pénètrent, en se repliant autour de cette lèvre, dans la cavité, où elles tournent légèrement de droite à gauche; elles sont donc d'abord latéro-ventrales gauches, puis deviennent, par suite de la torsion, latéro-dorsales gauches au fond du vestibule. La longueur totale de toutes les cinéties vestibulaires (partie externe + partie interne) est sensiblement la même. En effet, la partie externe de ces cinéties devient plus longue à mesure que l'on s'éloigne vers la gauche de la cellule; par contre, ce sont justement les cinéties à grande partie externe qui ont une partie interne relativement courte; seules atteignent le fond du vestibule celles qui sont situées sur la droite de la lèvre ventrale, donc celles qui ont la plus courte partie externe.

3°) *Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division :*

Nous avons esquissé rapidement [GRAIN (1964 b)] le processus de la morphogénèse, dans l'unique dessein de le comparer avec celui décrit chez *I. intestinalis*. WOLSKA a repris en détail (1965 a) l'étude de la division. N'étant pas en accord avec cet auteur, nous entreprenons donc une nouvelle description des phénomènes morphogénétiques, afin de pouvoir signaler au passage les points en litige.

Le premier signe de la division est l'apparition sur la face ventrale, dans le plan équatorial de la cellule, de 3 courtes cinéties, entre les cinéties somatiques 1 et 2 (fig. 64 a). Ensuite apparaissent, toujours dans le même plan, et presque simultanément, 3 courtes cinéties entre 1 et n, puis 2 courtes cinéties entre n et n-1, et ceci jusqu'à n-15 environ. En même temps, se forment, entre 2 et 3, 2 courtes cinéties, ainsi qu'entre 3 et 4, et ceci jusqu'à la cinétie somatique 9. Enfin, dorsalement, entre toutes les autres cinéties somatiques, naissent 1 ou 2 courtes cinéties surnuméraires. Toutes ces nouvelles cinéties apparaissent par élinéation à partir des

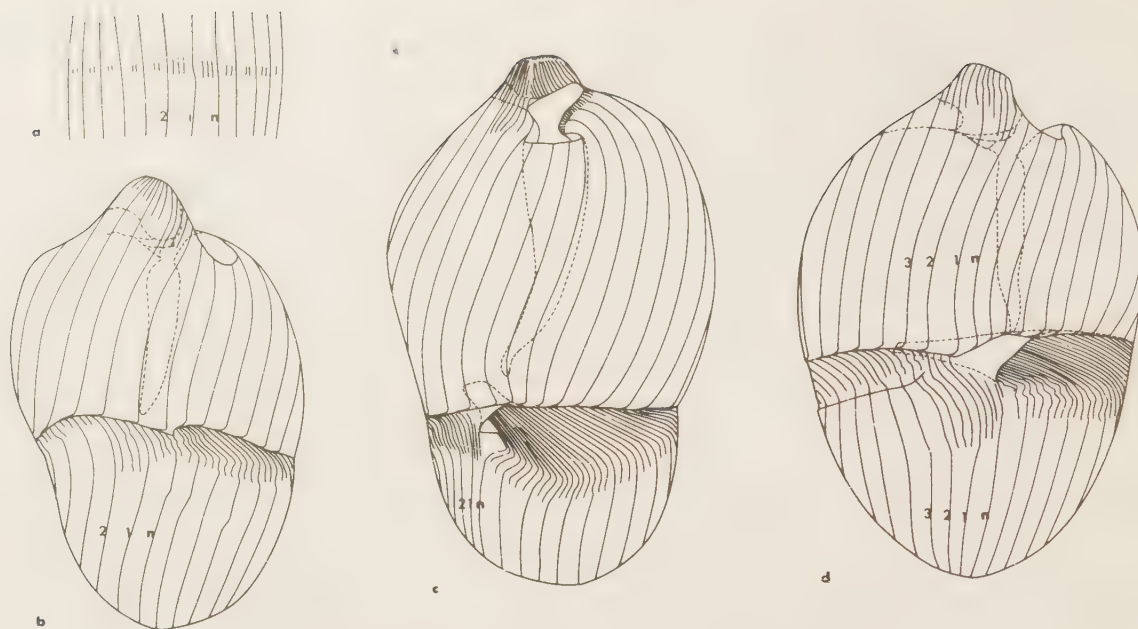


FIG. 64. — *Paraisotricha colpoidea* (face ventrale) : division;
a) début de la division (élinéation); b) début de l'invagination vestibulaire; c, d) approfondissement du vestibule.
N° 1, 2, 3, n : numérotation de Wolska. (b, $\times 840$) (c, $\times 970$) (d, $\times 710$).

cinétosomes des cinéties somatiques, ce qui nous rappelle les processus réalisés chez *Balantidium xenopi* que nous avons récemment décrits [DE PUYTORAC et GRAIN (1965)], où les premiers stades de la division montrent l'apparition de petites cinéties surnuméraires par élinéation, dans le plan de division.

WOLSKA parle de deux groupes de cinétosomes migrants qui apparaissent entre les cinéties 1 et 2 d'une part, 1 et n d'autre part, et qui jouent un rôle dans la formation de la triade (entre 1 et 2), et des 3 cinéties interstitielles entre 1 et n. On peut se demander pourquoi il n'existe pas de cinétosomes migrants qui participent à la formation des autres cinéties surnuméraires. En outre, ces cinétosomes qu'a vus WOLSKA sont-ils des cinétosomes migrants ? Cet auteur nous explique que « dans des individus différents, ils se trouvent à des distances différentes de la zone équatoriale, parfois près du bord de l'ancien péristome ». Il faudrait donc s'assurer que ces cinétosomes partent bien, les uns de la triade, les autres de l'UM, pour aller jusqu'à l'équateur. D'autre part, WOLSKA constate que les cinétosomes dits migrants se trouvent « aussi bien chez des

individus dans lesquels aucun phénomène de division n'est encore observable, que chez des individus à un stade avancé de la division ». Or, l'apparition des triades est la première manifestation de la division. Si les cinétosomes migrants existent encore dans des stades postérieurs, c'est qu'ils n'ont pas participé à la formation des triades et qu'ils n'auraient aucun rôle dans la division. Personnellement, nous n'avons jamais observé de tels cinétosomes.

Les cinéties somatiques se coupent dans le plan équatorial, juste en avant des courtes cinéties surnuméraires. Sur la face ventrale, au niveau de la rupture, se forme une petite invagination, entre n et 1, qui entraîne avec elle les cinéties comprises dans cette zone (fig. 64 b). L'invagination s'approfondit, et s'enfonce perpendiculairement au grand axe de la cellule dans le cytoplasme. En même temps, les cinéties qui y pénètrent s'allongent. L'invagination, qui avait intéressé au début les cinéties comprises entre 1 et n, annexe maintenant la cinétie n elle-même (fig. 64 c). En-dessous du sillon de rupture, un aplatissement de la paroi se produit sur une largeur égale à la longueur des cinéties surnuméraires (fig. 64 d), surtout sur

le côté droit et sur la face dorsale de la cellule, ce qui prépare les différents champs ciliaires de l'apex de l'opisthe. Pendant ce temps, l'invagination (futur vestibule), toujours perpendiculaire au grand axe du corps, s'enfonce plus profondément dans le cytoplasme, entraînant maintenant d'autres cinéties somatiques situées à la gauche de n, et leurs cinéties interstitielles. Les trois courtes cinéties situées entre 1 et n dans le plan équatorial se sont allongées, mais restent parallèles les unes aux autres. Or, WOLSKA les voit se décaler progressivement, sans s'allonger, et se placer les unes à la suite des autres, pour former finalement une seule cinétie à gros cinétosomes serrés qu'elle appelle « membrane ondulante » ou « cinétie par-orale ». Pour nous, un fait est certain; nous avons retrouvé ces trois cinéties, parallèles entre elles, chez l'adulte (fig. 63 a). Ces trois cinéties n'ont donc pas un arrangement spécial, ni un rôle spécial dans la morphogénèse; elles ne sont en rien différentes des autres cinéties surnuméraires.

Le sillon de scission entre proter et opisthe s'approfondit. Sur le côté droit, à l'équateur, les cinéties de la zone aplatie forment le champ apico-latéral droit de l'opisthe; dorsalement, elles donnent naissance au champ apico-dorsal dont la partie antérieure s'isole et devient le champ frontal. Les cinéties somatiques dorsales de l'opisthe, qui s'accroissent plus vite que les autres, poussent le champ frontal au-dessus de l'ouverture vestibulaire. Le vestibule prend une position normale. Sur la partie latéro-ventrale gauche, les cinéties qui pénètrent dans l'invagination vestibulaire garnissent, par leur extrémité postérieure, la lèvre ventrale du vestibulum, alors que celles de la face gauche qui n'ont pas participé à l'invagination forment le champ apico-latéral gauche de l'opisthe. On ne peut pas différencier, du point de vue de leur origine, les cinéties de la lèvre ventrale du vestibule de celles du champ apico-latéral gauche; ce qui revient à dire que, si les unes restent somatiques, les autres, sans différenciation spéciale, deviennent vestibulaires. Ceci peut nous conduire dès maintenant à dire que *Paraisotricha colpoidea* est bien un Trichostome, puisque les extrémités de cinéties somatiques participent à la formation de la ciliature vestibulaire, sans différenciation spéciale de ces extrémités.

4°) Discussion :

WOLSKA (1965 b) rapproche *Paraisotricha colpoidea* des Hyménostomes Péniculiens. Pour elle, il existe une membrane ondulante bien individualisée; dans la division, des cinétosomes migrants, issus de cette UM, viennent former l'UM de l'opisthe; les cinéties vestibulaires sont reliées entre elles par des fibres transversales semi-circulaires, ce qui fait ressembler la ciliature du vestibule au peniculus des Hyménostomes Péniculiens. Nous considérons ces quelques « particularités » d'une autre manière: le groupe de cinétosomes que WOLSKA appelle UM constitue bien, en effet, la bordure du « péristome », mais il est formé de trois cinéties parallèles, lesquelles n'ont pas de rôle spécial dans la morphogénèse; les cinétosomes migrants n'ont jamais pu être identifiés sur nos préparations; le fait que les cinéties vestibulaires soient reliées par des fibres transversales ne suffit pas pour en conclure que ces cinéties forment un péniculus; il faudrait encore qu'on puisse les distinguer nettement des cinéties somatiques, ce qui n'est pas le cas, comme nous l'avons expliqué précédemment. Nous avons dit que *Paraisotricha colpoidea* est bien un Trichostome. Reprenons les définitions des Trichostomes.

a) CORLISS (1961) :

« Les Trichostomes (au sens restreint) ont un vestibule parfaitement délimité, défini comme une invagination de la pellicule cellulaire, conduisant au véritable cytostome, et portant une ciliature simple d'origine somatique, rarement modifiée à partir du type se présentant sur le reste de la cellule. Il n'y a pas de véritable cavité buccale, et en conséquence pas de ciliature buccale composée dans les représentants de cet ordre ».

b) FAURÉ-FRÉMIET (1950) :

« Différents Holotriches Trichostomes, tels que les formes prostomiennes de la famille des *Coelosomidae*, les formes pleurostomiennes de la famille des *Plagiopylidae*, les formes torses de la famille des *Colpodidae*, sont caractérisés par le fait que la bouche s'ouvre directement au fond d'un vestibule dont la ciliature est en-

tièrement constituée par tout ou partie des cinéties méridiennes et bipolaires somatiques. Ils se distinguent par là des Holotriches Hyménostomes qui possèdent une ciliature proprement buccale, dont la différenciation (stomatogénèse) s'effectue par un mécanisme complexe. Un premier pas dans le sens de cette différenciation peut être noté, cependant, chez les Trichostomes de la famille des *Colpodidae* ».

c) FAURÉ-FRÉMIET (1955) :

L'étude de la morphogénèse chez *Balantidium elongatum* révèle que des cinéties apparaissent par élinéation, au niveau de la zone de division des « segments obliques », et que, « tandis que se modèlera le nouveau péristome, ces mêmes segments se reverseront sur la face interne des deux lèvres marginales, et c'est en prolongeant sur celles-ci les cinéties somatiques qu'ils y porteront la ciliature forte et dense, ordonnée en fines rangées parallèles... Les caractéristiques structurales et morphogénétiques des *Balantidium* conduisent à les considérer comme des Ciliés Holotriches prostomiens et plus exactement comme des Holotriches Trichostomes »

d) FAURÉ-FRÉMIET (1963 a) :

« L'ordre Trichostomatida est caractérisé par la situation du cytostome au fond d'un vestibule dont la ciliature est constituée par l'invagination partielle ou totale de quelques cinéties méridiennes somatiques ».

Chez *Paraisotricha colpoidea*, la ciliature du vestibule se forme de façon identique à celle des *Balantidium*, à savoir que, après élinéation des cinéties à l'équateur, il y a formation d'une invagination qui entraîne l'extrémité antérieure des cinéties somatiques (et de leurs dérivées nées par élinéation) de l'opisthe, et que ce sont ces cinéties qui constituent, à elles seules, la ciliature vestibulaire. Pour FAURÉ-FRÉMIET, les formes primitives des Trichostomes sont prostomiennes et à ciliature vestibulaire naissant de façon simple à partir des cinéties somatiques; les formes pleurostomiennes viennent ensuite avec, comme chez le *Balantidium*, une légère complication (élinéation); enfin les formes torses sont les plus évoluées et peuvent même posséder, comme les *Colpodidae*, des analogies dans la stomatogénèse avec les Hyménostomes, sans pour cela avoir la complexité de ces der-

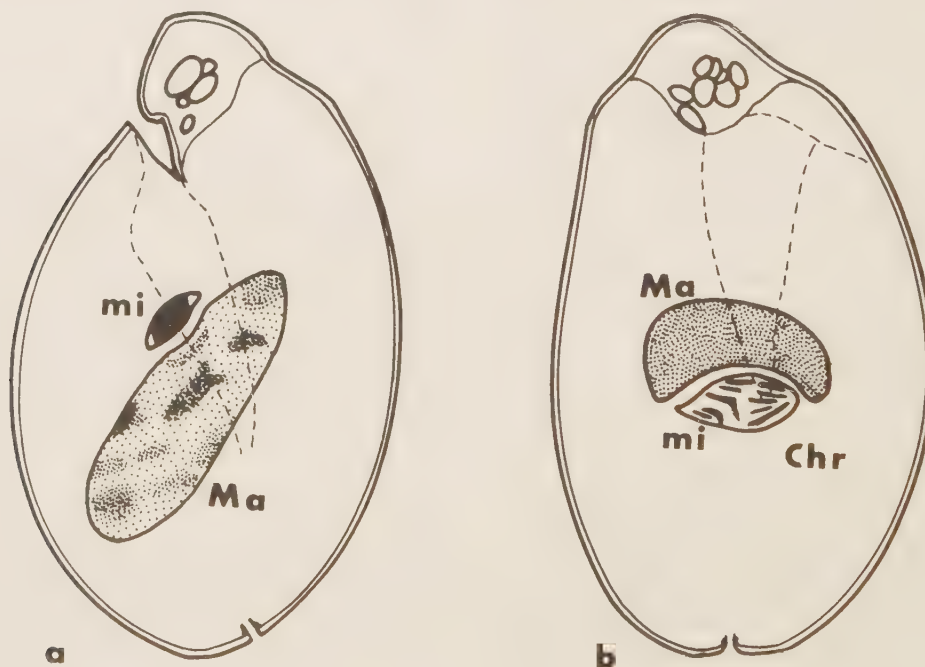


FIG. 65. — *Paraisotricha minuta* : a) appareil nucléaire au repos; b) division du micronoyau. Chr.: chromosomes composés; Ma: macronoyau; mi: micronoyau. (a, b, $\times 2\,200$).

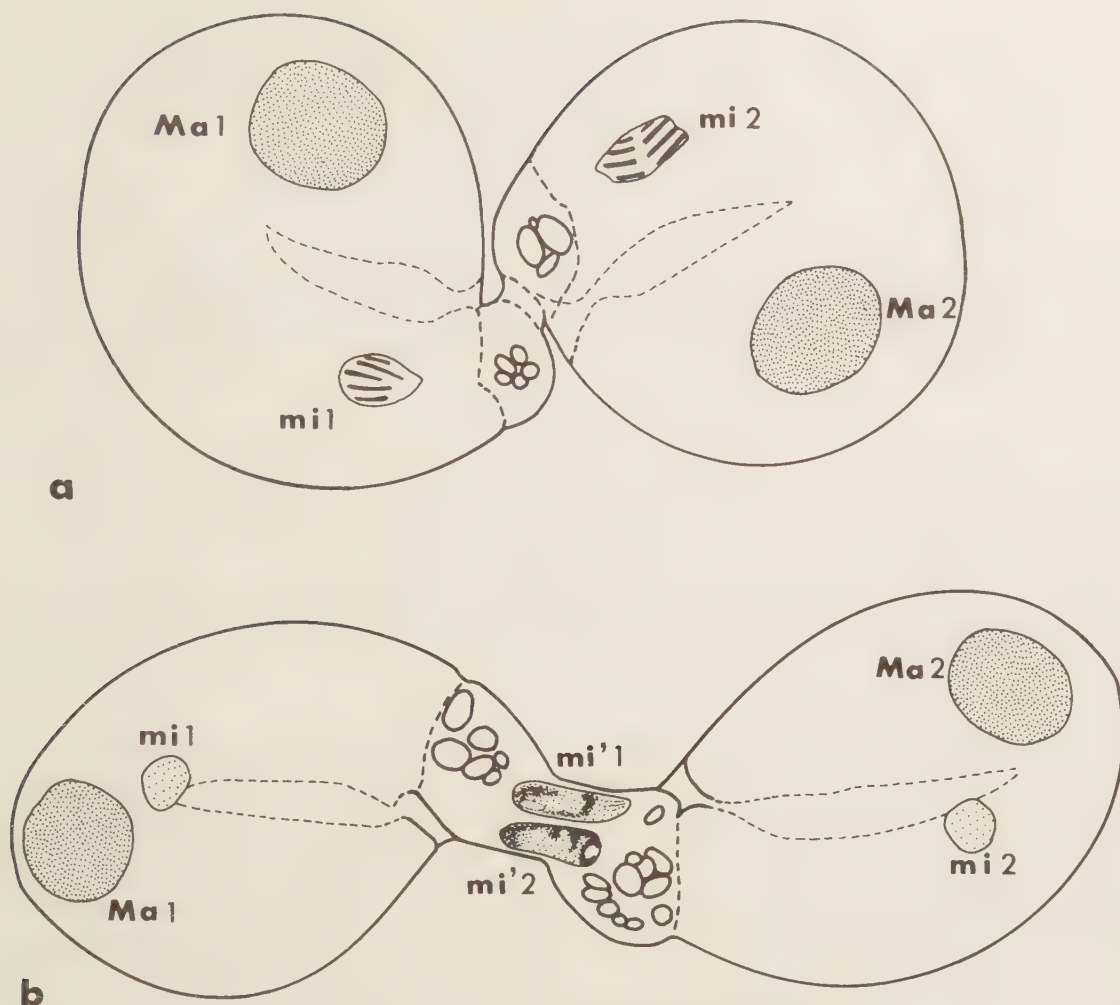


FIG. 66. — *Paraisotricha minuta* : conjugaison;
 a) division du micronoyau; b) passage des micronoyaux migrants d'un conjugant dans l'autre.
 Ma1, Ma2 : macronoyaux; mi1, mi2 : micronoyaux stationnaires; mi'1, mi'2 : micronoyaux migrants.
 (a, $\times 2\,240$) (b, $\times 2\,520$).

niers. Or, il suffit de voir les figures de TUFFRAU (1952) sur *Colpoda cucullus* pour remarquer que la stomatogénèse chez *Paraisotricha colpoidea* n'a rien d'aussi compliqué que celle de *Colpoda cucullus*, et que nous sommes loin du terme supérieur de l'évolution chez les Trichostomes. Nous pouvons donc faire de *Paraisotricha colpoidea* un Trichostome pleurostomien, où l'ouverture vestibulaire a été déportée sur la face ventrale par l'accroissement allométrique des cinéties somatiques dorsales, et où l'extrémité antérieure d'une partie des cinéties somatiques participe à la formation d'une ciliaire vestibulaire simple.

Paraisotricha minuta HSIUNG, 1930

Nous signalerons pour cette espèce les seuls caractères qui la différencient de l'espèce *P. colpoidea*, car sa structure est sensiblement la même, ainsi que la morphogénèse. *Paraisotricha minuta* vit plus particulièrement dans le coecum du Cheval.

1°) Organisation générale :

La cellule est globuleuse, beaucoup moins élancée que *P. colpoidea*; un rétrécissement an-

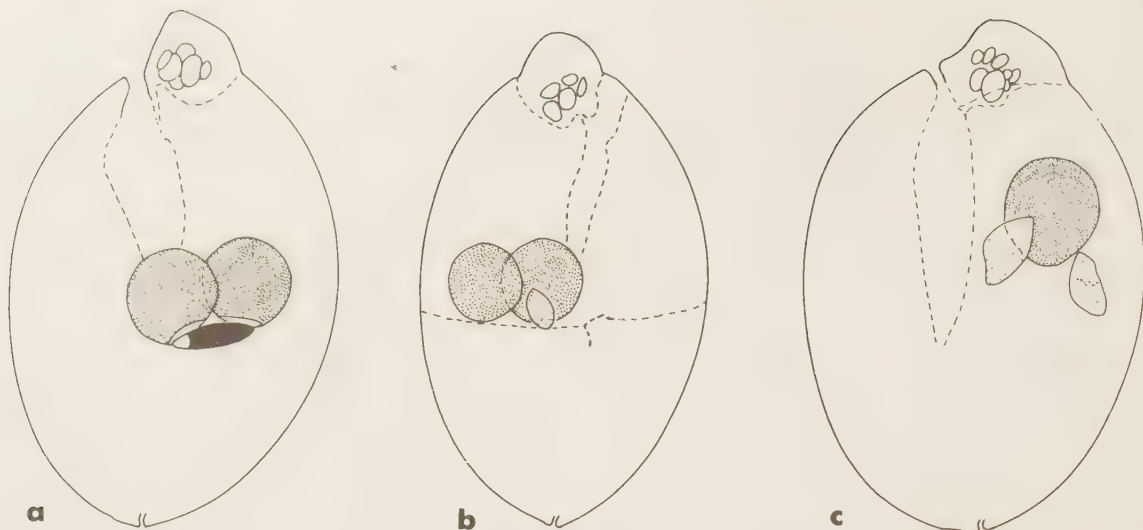


FIG. 67. — *Paraisotricha minuta* : ex-conjugants;

a) ex-conjugant à 2 primordiums; b) ex-conjugant en division, avant que les 2 primordiums n'aient fusionné; c) ex-conjugant où le micronoyau se divise avant le macronoyau. (a, $\times 1540$) (b, $\times 1450$) (c, $\times 1850$).

térieur limite l'apex qui contient une vacuole à concrétions. Le Cilié mesure de 25 à 65 μ de long, pour 20 à 35 μ de large. L'orientation est identique à celle de *P. colpoidea*.

a) *La vacuole à concrétions* contient moins de dix granules réfringents.

b) *L'appareil digestif* montre le même arrangement que chez *P. colpoidea*.

c) *L'appareil nucléaire* :

— *Au repos* (fig. 65 a) : le macronoyau, ovoïde, de 13 à 20 μ de long, sur 8 à 10 μ de large, n'a pas de position fixe. Le micronoyau, en forme de fuseau, de 4 à 6 μ de long, est logé, soit à un pôle, soit vers le milieu du macronoyau, dans une concavité de celui-ci; on y distingue une masse chromatique centrale et deux extrémités claires.

— *En division* : il apparaît, dans le micronoyau, des filaments longitudinaux (fig. 65 b), qu'il faut sans doute assimiler à des chromosomes composés dont le nombre est difficile à déterminer (4 ou 5). Le reste des phénomènes nucléaires est identique à ce que l'on a vu chez *P. colpoidea*.

— Phénomènes liés à la conjugaison :

1) *La conjugaison* : deux individus s'accolent par leur partie apicale, et il s'établit un pont cytoplasmique entre les deux (fig. 66). DOGIEL (1930) avait vu deux *P. colpoidea* s'accoler par leur vestibule (fig. 68), face ventrale contre face ventrale. Ici la disposition des conjugants est différente. Dans chacun des conjugants, le macronoyau est arrondi. Le micronoyau, dans lequel apparaissent environ 4 baguettes chromatiques, se divise (fig. 66 a), en donnant deux micronoyaux-fils. Pendant que l'un de ces micronoyaux (celui qui reste dans la cellule) s'arrondit, l'autre se déplace et passe dans l'autre cellule, et ceci pour chaque conjugant. Nous avons pu observer une préparation où on voit, après coloration au Feulgen-vert lumière, les deux micronoyaux migrants passant dans le pont cytoplasmique qui relie les deux conjugants (fig. 66 b). Donc il n'y a ici qu'une division du micronoyau, et le macronoyau ne dégénère pas de suite, puisqu'on le trouve encore pendant l'échange des micronoyaux (ce qui rappelle le processus de la conjugaison chez *Paramecium caudatum*).

2) *Après la conjugaison* : nous avons trouvé des stades de post-conjugaison où le Cilié possède deux macronoyaux et un micro-

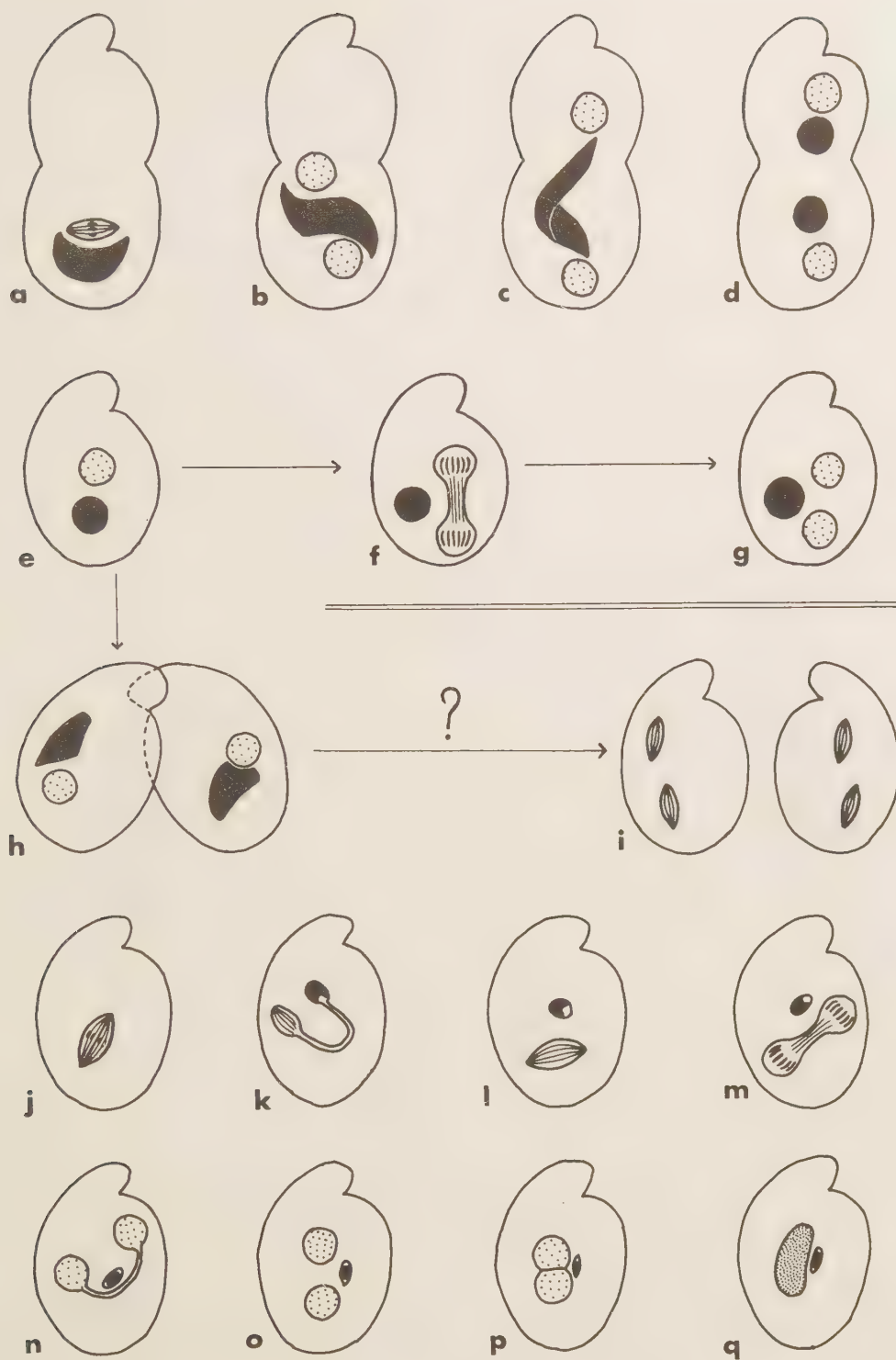


FIG. 68. — Conjugaison chez *Paraisotricha colpoidea* (d'après DOGIEL [1930]).
Voir explications dans le texte.

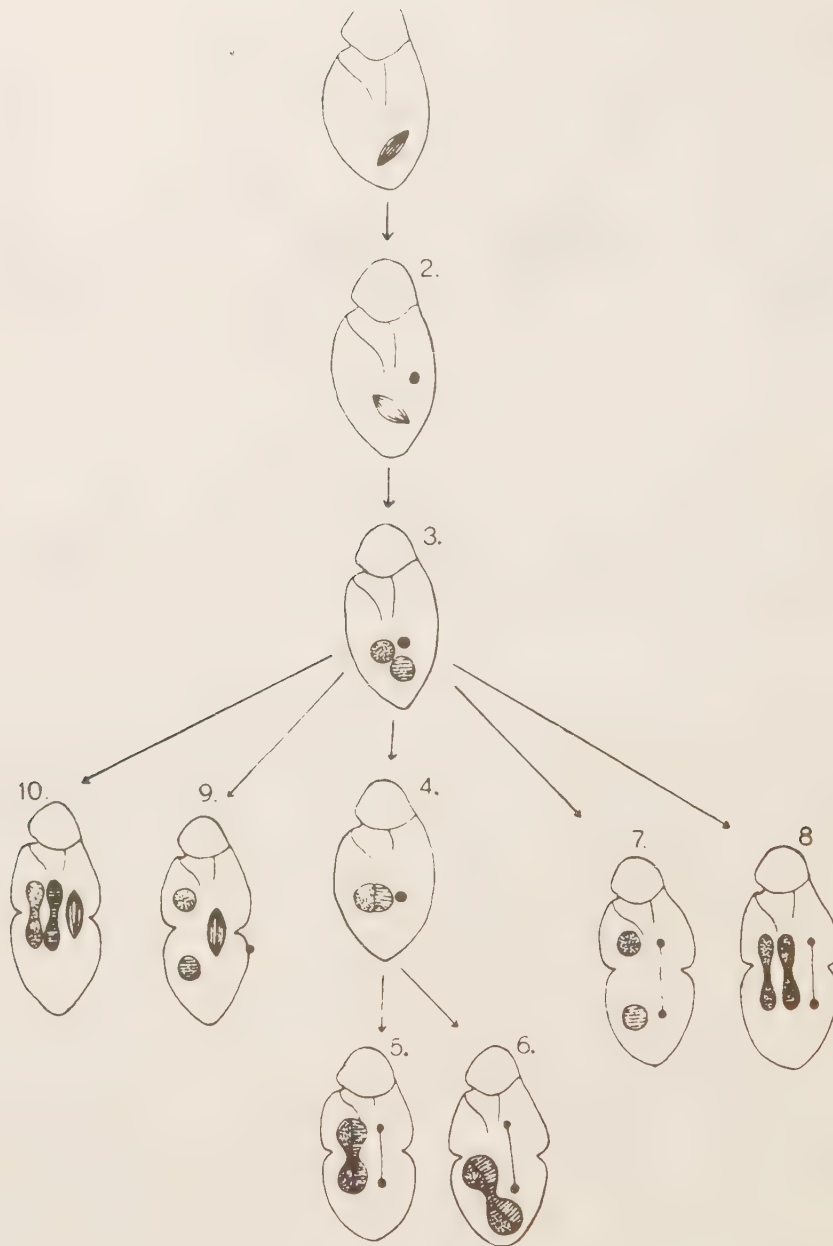


FIG. 69. — Evolution des ex-conjugants chez *Paraisotricha colpoidea*, à partir du syncaryon (1) (d'après DOGIEL [1930]).
Voir explications dans le texte.

noyau (fig. 67 a), c'est-à-dire des stades à deux primordiums (placentas de DOGIEL), et des stades à un macronoyau et deux micronoyaux (fig. 67 c), qui pourraient correspondre à une division du micronoyau précédant celle du macronoyau, au stade 4 du schéma de DOGIEL

(fig. 69). Enfin il existe, dans des ex-conjugants en division, deux macronoyaux et un micronoyau, qui sont donc au stade de la première division après formation des deux primordiums, sans que ceux-ci se soient fusionnés (fig. 67 b). Nous avons cru devoir redonner ici les schémas

tirés du travail de DOGIEL (1930) sur *P. colpoidea*. Ils nous aideront à comprendre les possibilités d'évolution des ex-conjugants, et à expliquer les différents aspects de l'appareil nucléaire que nous avons pu rencontrer chez différents Ciliés (*Dasytricha*, *Alloiozona*, *Paraisotricha minuta*). La figure 68 montre d'abord la formation de préconjugants (a, b, c, d et e). Si ces préconjugants ne conjuguent pas de suite, ils subissent une évolution particulière (f et g). S'ils conjuguent (h), ils produisent des individus à 2 noyaux (i); ces deux noyaux fusionnent en donnant un syncaryon (j) qui se divise; l'un des noyaux issus de cette division devient le micronoyau définitif, l'autre se divise (l, m, n et o) formant deux primordiums qui s'accroissent (p) et fusionnent (q) pour former le macronoyau définitif. La figure 69 nous montre ce qui peut se produire à partir du stade à deux primordiums (3) : le cas normal est figuré en 4

et 5; à la première division du stade 4, le macronoyau entier peut rester dans l'opisthe (6); la première division du stade 3 peut se faire avant fusion des primordiums, chaque primordium se divisant (8), ou bien allant, sans se diviser, dans l'un des individus-fils (7); la première division du stade 3 peut être une division progamique, donnant naissance à deux préconjugants; ou bien les deux primordiums, non encore fusionnés, se séparent, et vont chacun dans un préconjugant (9), ou bien ils se divisent eux-mêmes (10). Nous constatons donc que de nombreuses figures que nous avons pu observer jusqu'alors chez différentes espèces, peuvent être expliquées grâce à ces deux schémas tirés du travail de DOGIEL.

d) Le système fibrillaire :

Comme chez *Paraisotricha colpoidea*, il existe une limite ecto-endoplasmique fibrillaire qui en-

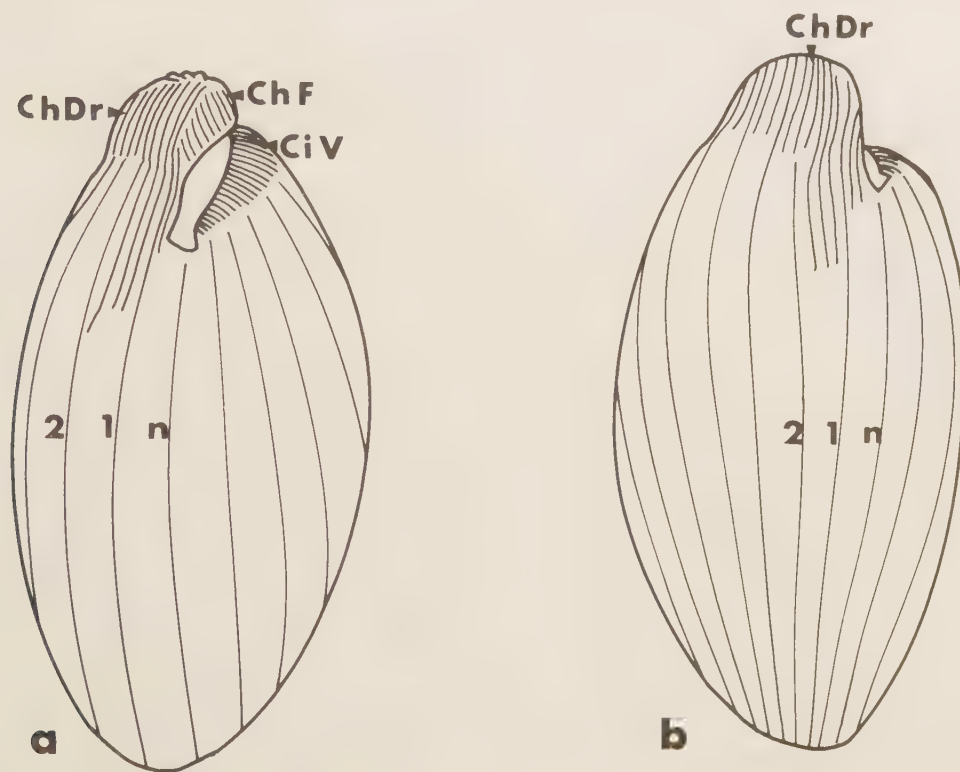


FIG. 70. — *Paraisotricha minuta* : ciliature;
a) vue latéro-ventrale droite; b) vue latéro-dorsale droite.

Ch D : champ dorsal; Ch Dr : champ droit; Ch F : champ frontal; Ci V : cinéties vestibulaires;
N° 1, 2, n : numérotation de Wolska. (a, b, $\times 1860$).

voie des prolongements dans le cytoplasme, lesquels limitent la vacuole à concrétions à sa base, et relient d'autre part la paroi dorsale du vestibule à la paroi dorsale de la cellule. Les fibres reliées aux cinétosomes sont particulièrement visibles dans l'apex de la cellule, à la limite ventrale de la vacuole à concrétions, et sont appelées fibres obliques par WOLSKA (1964 c). Ici encore, des fibres semi-circulaires transversales forment une armature dans les parois droite et dorsale du vestibule. Nous n'avons pas vu de fibre longitudinale dorsale dans le vestibule.

2°) *Ciliature d'un individu en interphase* (fig. 70) :

a) *Ciliature somatique* :

13 à 18 cinéties longitudinales occupent la surface du Cilié dans sa partie moyenne; toutes

n'arrivent pas au cytoprocte postérieur. Au pôle antérieur, l'arrangement des cinéties se complique de la même façon que chez *P. colpoidea* : *face ventrale* : 6 cinéties arrivent près de la lèvre ventrale du vestibule (5 sur la partie ciliée de cette lèvre, 1 sur la partie non ciliée); *face gauche* : un champ de courtes cinéties prolonge sur la gauche la ciliature de la lèvre ventrale vestibulaire; à sa base arrivent 2 ou 3 cinéties somatiques; *face dorsale* : 4 cinéties somatiques arrivent à l'apex de la cellule, dans le champ apico-dorsal composé de 7 ou 8 cinéties; *face droite* : 5 cinéties somatiques viennent s'arrêter à la base du champ apico-latéral gauche; nous adoptons là aussi la numérotation de WOLSKA. Entre 1 et n, une ou deux courtes cinéties bordent l'entrée du vestibule. WOLSKA n'en a vu qu'une, qu'elle a appelée UM; *face ventrale de l'apex* : elle est garnie par un champ frontal qui surplombe l'entrée du vestibule.

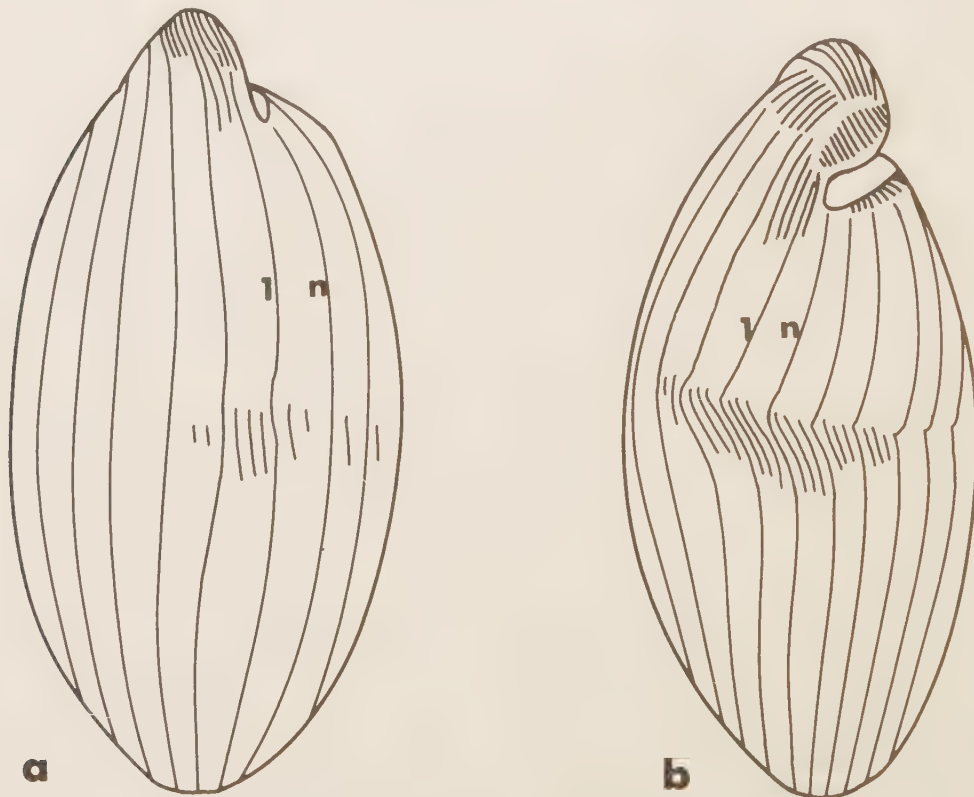


FIG. 71. — *Paraisotricha minuta* : division;
a) apparition des cinéties interstitielles; b) stade plus avancé.
N° 1, n : numérotation de Wolska. (a, b, $\times 2120$).

b) Ciliature vestibulaire :

La lèvre ventrale du vestibule est occupée par l'extrémité antérieure de 5 cinéties somatiques et leurs cinéties interstitielles (20 cinéties au total), qui toutes se replient et s'enfoncent dans le vestibule, dont elles garnissent la paroi ventrale gauche, puis en se spiralisant, la paroi dorsale gauche. Ces cinéties donnent naissance sur le côté droit du vestibule aux fibres semi-circulaires. Pas plus que chez *P. colpoidea*, nous ne pouvons considérer la ciliature vestibulaire comme formée d'un périculus.

3°) Morphogénèse et évolution de la ciliature au cours de la division (fig. 71) :

La division se déroule comme chez *P. colpoidea*; nous n'y avons pas remarqué de cinétosomes migrateurs.

4°) Discussion :

Pour les mêmes raisons que celles exposées à propos de *P. colpoidea*, nous plaçons *Paraisotricha minuta* parmi les Trichostomes de type pleurostomien.

COMPARAISON ENTRE PARAIOTRICHIDAE ET ISOTRICHIDAE

Le nom de *Paraisotricha* évoque un rapprochement possible entre les deux genres *Isotricha* et *Paraisotricha*, au moins en ce qui concerne le milieu où ils vivent (tube digestif de Mammifères). Or les *Isotrichidae* vivent dans le rumen, en un lieu où la digestion des aliments par l'hôte n'a pas encore commencé; on sait qu'ils préparent, avec les bactéries du rumen, cette digestion. Par contre, les *Paraisotrichidae* vivent dans le coecum et le colon des Equidés, dans un lieu où la digestion est pratiquement terminée. On sait cependant que le colon et le coecum sont, grâce à leurs Ciliés et leurs bactéries, les lieux de la digestion de la cellulose, et sans doute d'autres glucides. Ils jouent, chez les Equidés, un rôle semblable à celui de la panse chez les Ruminants. La structure des *Isotrichidae* et des *Paraisotrichidae* est différente, en ce qui concerne en particulier le sys-

tème fibrillaire et la vacuole à concrétions. Le vestibule est ouvert à l'arrière de la cellule chez les *Isotrichidae*, à l'avant chez les *Paraisotrichidae*; il est donc certain que, si les deux familles appartiennent à l'ordre des Trichostomes,

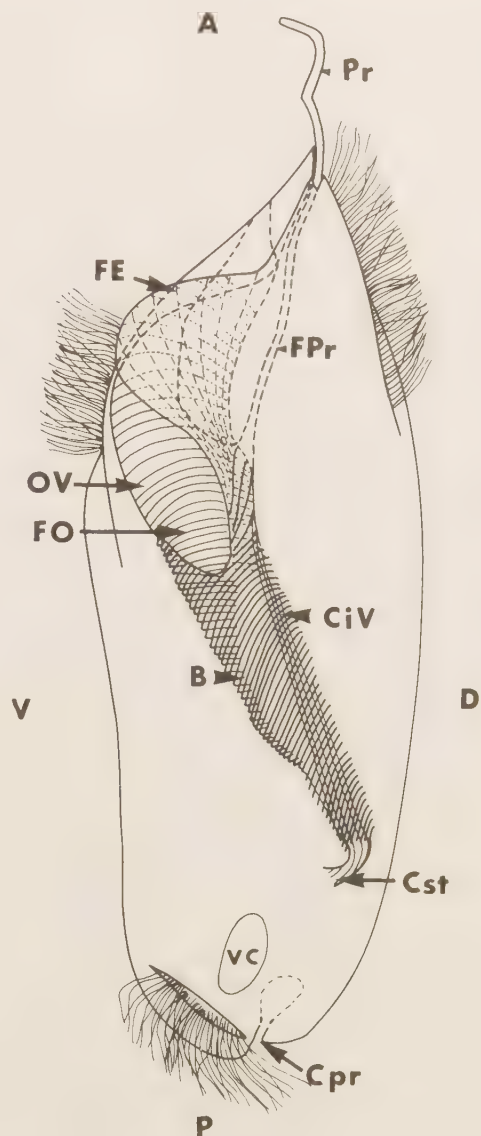


FIG. 72. — *Blepharocorys uncinata* : aspect général et système fibrillaire (vue gauche).

A : extrémité antérieure; B : baguettes semi-circulaires; CiV : cinéties vestibulaires; Cpr : cytoprocte; Cst : cytostome; D : face dorsale; FE : fibres en éventail; FO : fibres obliques antérieures; FPr : fibre du processus apical; OV : ouverture du vestibule; P : extrémité postérieure; Pr : processus apical; V : face ventrale; VC : vacuole contractile. ($\times 2600$).

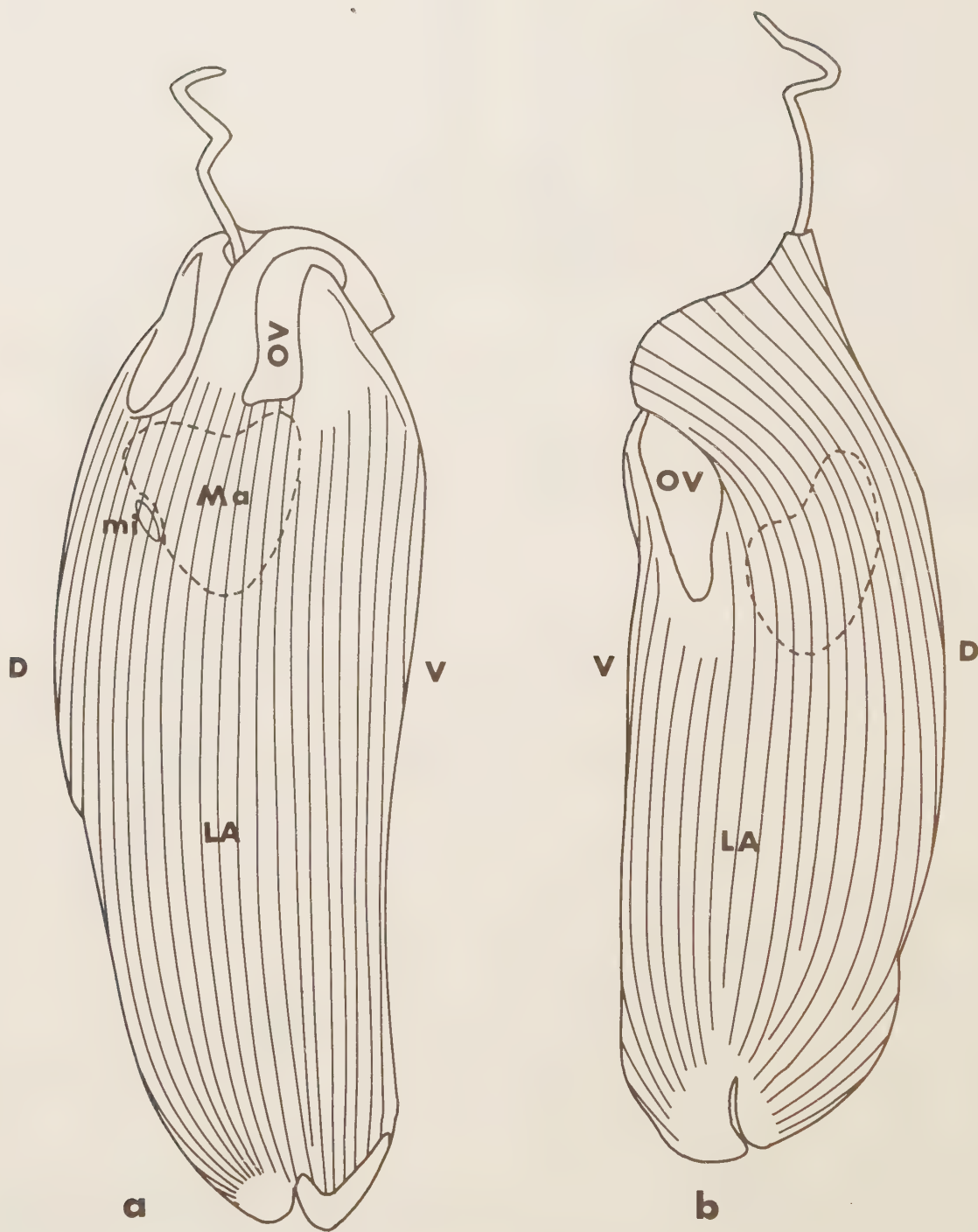


Fig. 73. — *Blepharocorys uncinata* : aspect extérieur;
a) face droite; b) face gauche.
D : face dorsale; LA : lignes argyrophiles longitudinales; Ma : macronoyau; mi : micronoyau;
OV : ouverture vestibulaire; V : vestibule. (a, b, $\times 2900$).

les *Isotrichidae* et les *Paraisotrichidae* appartiennent à des phylums différents.

II. — La famille des *Blepharocorythidae* HSIUNG, 1929 :

Le genre *Blepharocorys* BUNDLE, 1895 groupe un certain nombre de petites formes qui sont très proches les unes des autres, et dont nous n'avons étudié que *Blepharocorys uncinata* et *B. jubata*.

Blepharocorys uncinata (FIORENTINI, 1890) BUNDLE, 1895

Cette espèce a été redécrite par HSIUNG (1929). Il pense que le *B. equi* étudié par SCHUMACHER (1915) n'est autre qu'un *B. uncinata*. *Blepharocorys uncinata* vit dans le coecum et le colon du Cheval.

1°) Organisation générale (fig. 72) :

La cellule, allongée, de 50 à 70 μ de long sur 20 à 30 μ de large, possède à sa partie antérieure un processus cytoplasmique rigide, crochu, immobile. Ventralement se trouve l'ouverture compliquée du vestibule. Le corps possède trois aires ciliées, deux antérieures (une dorsale, une ventrale), et une postérieure, autour du cytoprocte. Une vacuole contractile unique débouche près de l'extrémité postérieure de la face ventrale.

a) Le cytoplasme :

L'ectoplasme, épais, est plissé en lignes longitudinales sur la presque totalité du corps (fig. 73). L'endoplasme est très hétérogène.

b) L'organisation de l'extrémité antérieure :

— Côté droit (fig. 74 a) : le vestibule s'ouvre latéralement sur ce côté droit; il est limité dor-

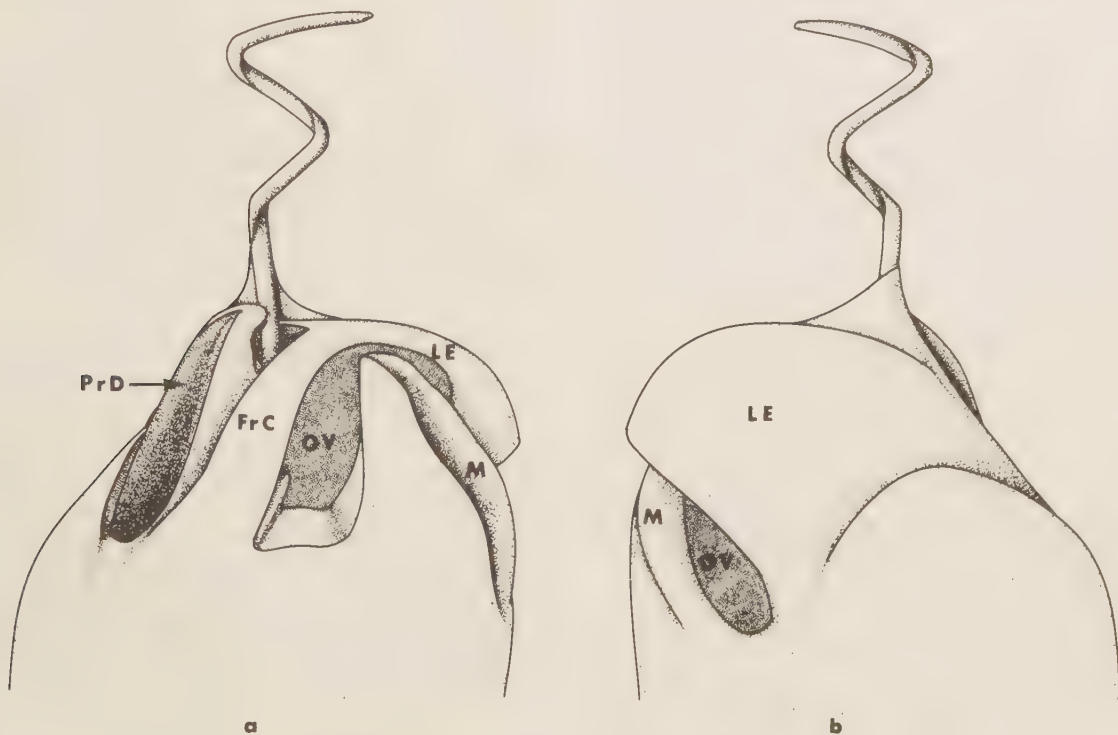


FIG. 74. — *Blepharocorys uncinata* : extrémité antérieure;
a) vue du côté droit; b) vue du côté gauche.

Fr C : frontal-cap; LE : lame en éventail; M : mentum; OV : ouverture vestibulaire;
Pr D : proéminence dorsale ciliée.

salement par la protubérance frontale (« frontal-cap » de SCHUMACHER), et ventralement par le « mentum » cilié sur sa face ventrale; *face dorsale* : une proéminence, concave, ciliée, est logée dans une dépression de la paroi. De cette même dépression sort le processus antérieur crochu. A leur base, proéminence et processus antérieur se soudent pour former le mur dorsal du vestibule.

— *Côté gauche* (fig. 74 b) : formée par la réunion du frontal-cap (droit) et de la paroi gauche, une lame en éventail limite vers la gauche l'ouverture du vestibule, puis se prolonge par un bourrelet qui vient rejoindre le mentum sur le côté droit de l'ouverture vestibulaire; celle-ci est largement ouverte sur ce côté gauche de la cellule, en arrière de la lame en éventail, et son bord droit est cilié; *face ventrale* : on distingue seulement le mentum, dont la ciliature se prolonge le long du bord droit de l'ouverture vestibulaire gauche.

c) *Le vestibule* est allongé, et occupe les deux tiers de la longueur de la cellule (fig. 72). On distingue sur sa face dorsale quelques cinéties (5 ou 6) longitudinales, légèrement spirales, dont l'origine nous est inconnue, aucune relation n'ayant pu être faite entre elles et les cinéties de la proéminence dorsale et du frontal-cap. Les cinéties vestibulaires se prolongent jusqu'au fond de la cavité, dont l'extrémité est tordue en direction de la face ventrale.

d) *Organisation de l'extrémité postérieure* :

Sur les faces latéro-ventrales droite et gauche, se trouvent deux dépressions transversales ciliées, qui forment la ciliature « anale », encadrant l'ouverture du cytoprocte déportée sur la face gauche; le cytoprocte est constitué par un court canal débouchant à l'extérieur par un orifice ovoïde.

e) *L'appareil nucléaire* :

Le micronoyau, allongé, fusiforme, de $1,5\mu$ de long, se trouve logé dans une encoche dorsale droite du macronoyau. Celui-ci a un contenu granuleux fortement colorable au Feulgen; il est en forme de cœur, toujours placé vers l'avant de la cellule, sur la droite du vestibule,

la pointe tournée vers l'arrière. Il mesure environ $8,5\mu$ de long sur 7μ de large.

f) *Le système fibrillaire* (fig. 72) :

Il existe plusieurs ensembles fibrillaires : partant de la paroi dorsale du vestibule, une fibre épaisse se prolonge vers l'avant jusqu'à l'extrémité du processus apical, dont elle constitue la matière essentielle. Sur la gauche du vestibule, à partir de son ouverture gauche, et jusqu'au fond, on distingue des baguettes semi-circulaires, qui semblent issues du côté gauche des cinéties vestibulaires, et qui viennent contourner la paroi ventrale, pour se terminer ensuite sur la droite du vestibulum. Plus on remonte vers l'ouverture vestibulaire, plus ces fibres s'allongent sur la droite du vestibule. Ce sont sans doute des fibres équivalentes (fibres obliques) qui se trouvent au niveau de l'ouverture vestibulaire, et qui en tapissent la paroi droite (paroi interne du mentum). Un système de fibres circule dans la lame en éventail (à gauche de l'ouverture vestibulaire). Ces fibres rayonnent à partir de la base de la lame.

Les fibres semi-circulaires ont un aspect analogue à celles trouvées chez les *Paraisotrichidae*; elles forment aussi une armature dans les parois non ciliées du vestibule. Quant à la fibre contenue dans le processus apical, son origine est peut-être en rapport avec les cinéties vestibulaires. Les fibres de la lame en éventail ont une origine que nous ne pouvons préciser.

g) Il aurait été intéressant d'étudier l'évolution de la ciliature au cours de la morphogénèse. Malheureusement, deux problèmes se posent : le Cilié est très petit, et ses cinéties difficilement imprégnables à l'argent; la complication de la région antérieure ne permet pas une observation et une représentation rigoureuse des cinéties, et surtout des cinéties vestibulaires. Ceci explique que, dans les quelques cas de division que nous avons pu rencontrer, il ne nous ait pas été possible de déterminer l'origine des cinéties vestibulaires.

2°) *Discussion* :

Blepharocorys uncinata est-il un Trichostome ? On peut penser que les cinéties vestibulaires

lares seraient d'origine somatique, mais ce n'est pas certain. Seule la parenté de forme du vestibule avec celui des *Paraisotrichidae* (un côté cilié, l'autre non cilié soutenu par une armature de baguettes semi-circulaires) permet de supposer que *B. uncinata* est un Trichostome. Nous verrons que la microscopie électronique peut être, dans ce cas, d'un grand secours pour l'étude de la ciliature vestibulaire, mais non pas pour la découverte de son origine. HSIUNG a observé des stades de développement du processus apical après division; nous avons trouvé quelques-uns de ces stades (fig. 75 a), que l'on

pourrait facilement confondre avec *Blepharocorys jubata*.

***Blepharocorys jubata* BUNDLE, 1895**
(fig. 75 b)

Tous les caractères de ce *Blepharocorys* sont identiques à ceux de *B. uncinata*, mis à part la forme du macronoyau, et l'absence de processus apical.

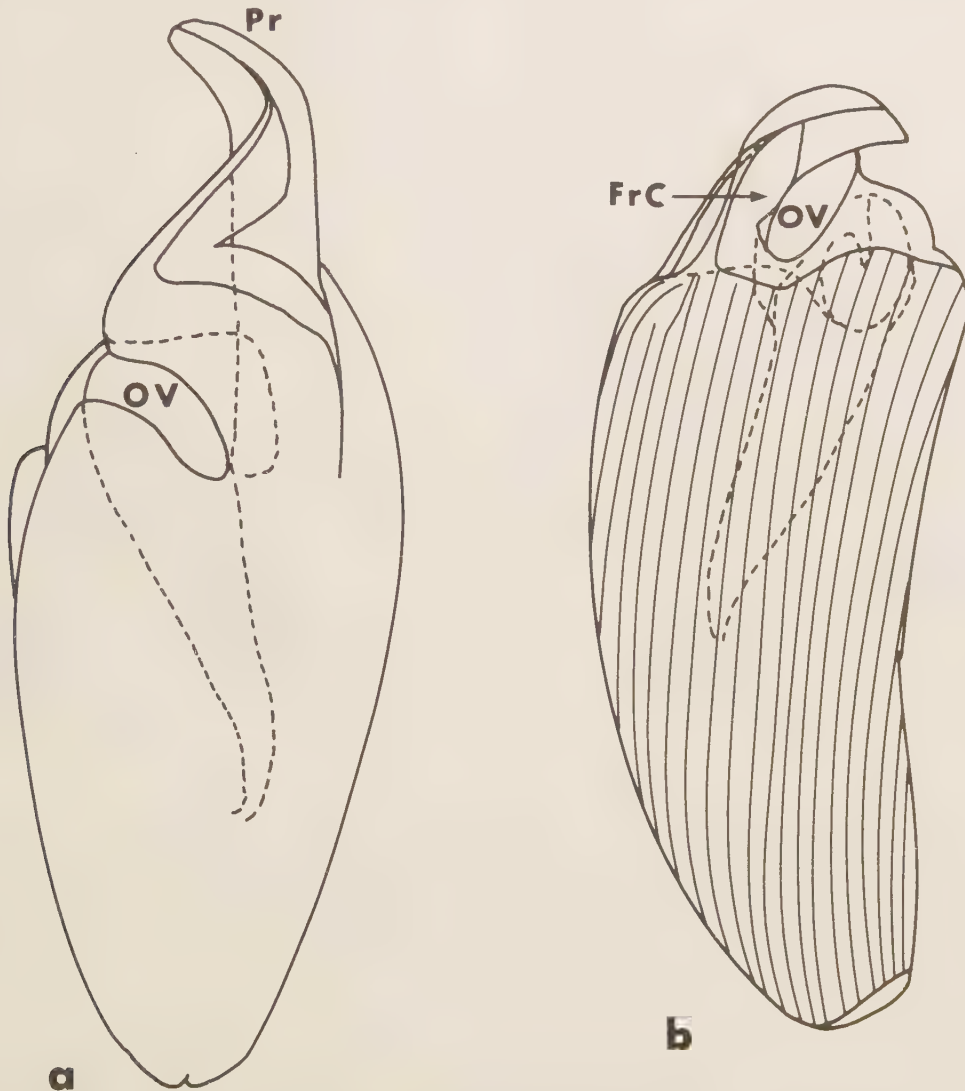


FIG. 75. — a) *Blepharocorys uncinata* : stade de développement du processus apical;
b) *Blepharocorys jubata* : face gauche.

Fr C : frontal-cap; OV : ouverture du vestibule; Pr : processus apical. (a, $\times 2900$) (b, $\times 2780$).

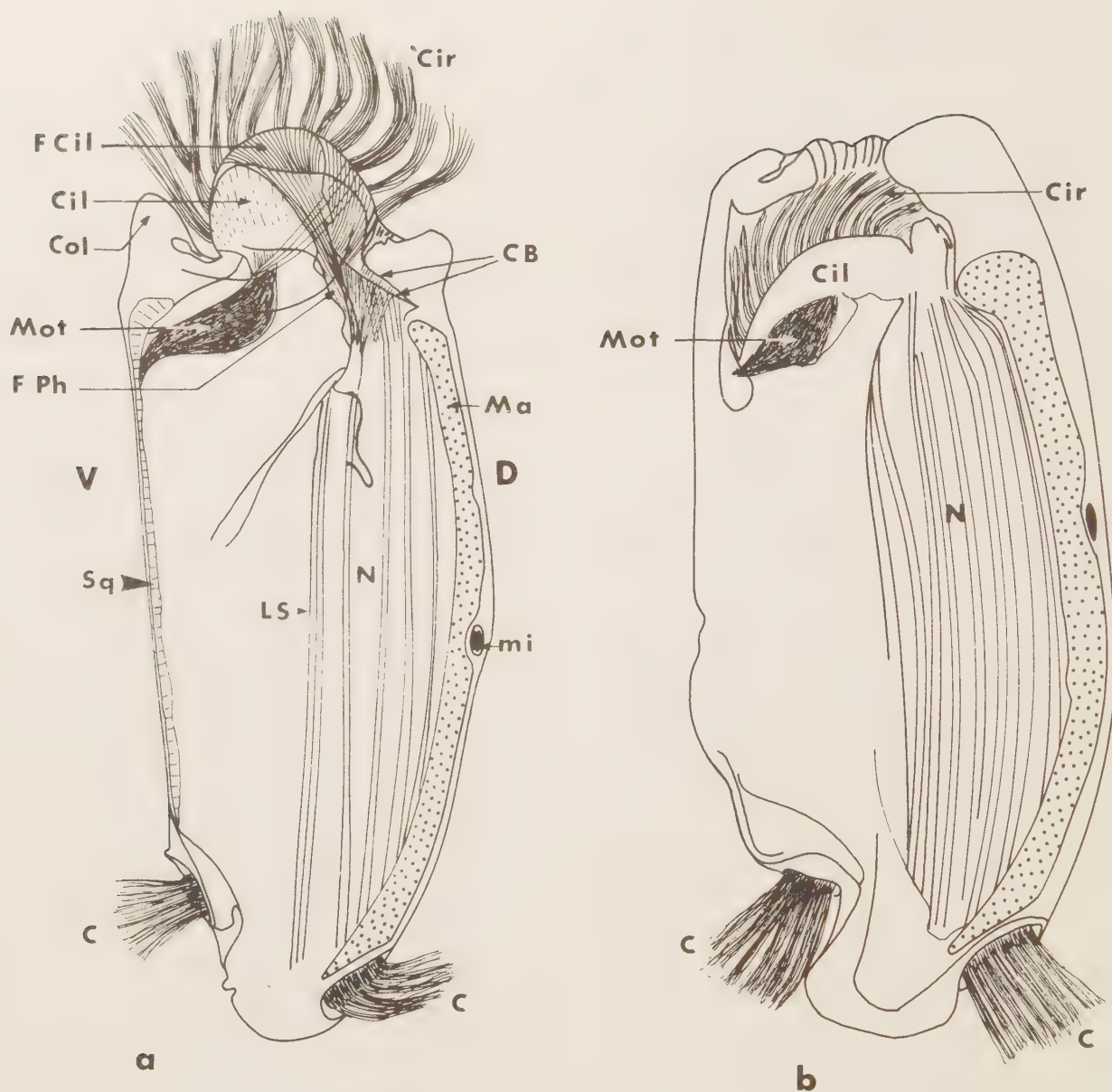


FIG. 76. — *Cycloposthium bipalmatum* (coupes) : a) ciliophore dévaginé; b) ciliophore invaginé.
 C : caudalia; CB : cadre buccal; Cil : ciliophore; Cir : cirres; Col : collerette; D : face dorsale;
 F Cil : fibres du ciliophore; F Ph : fibres récurrentes pharyngiennes; Ls : lames sidérophiles de la nasse;
 Ma : macronoyau; mi : micronoyau; Mot : motorium; N : nasse pharyngienne; Sq : plaques squelettiques;
 V : face ventrale. (a, b, $\times 1400$).

1°) L'appareil nucléaire :

Le macronoyau est ovoïde, granuleux, jamais en forme de cœur, ce qui peut permettre de distinguer les formes jeunes de *B. uncinata* des formes adultes de *B. jubata*.

2°) L'extrémité antérieure :

Il n'y a pas de processus apical; seule existe la protubérance frontale, bien développée, qui surplombe l'entrée du vestibule. D'autre part, l'ouverture ventrale de ce dernier est moins dé-

veloppée que chez *B. uncinata*, et située au même niveau que l'ouverture latérale, alors que chez *B. uncinata*, elle est postérieure à celle-ci.

3°) *L'organisation des autres éléments cellulaires* est la même que chez *B. uncinata*.

Les deux *Blepharocorythidae* que nous avons décrits ont surtout été étudiés au microscope électronique, de façon à connaître la structure des fibres semi-circulaires, et à la comparer à celle des fibres analogues chez les *Paraisotrichidae*; nous avons voulu préciser également la structure de la paroi du vestibule, afin de la comparer avec celle des autres Trichostomes.

D) UN ENTODINIOMORPHE DE L'INTESTIN DU CHEVAL :

Cycloposthium bipalmatum
(FIORENTINI, 1890) BUNDLE, 1895

Nous avons l'occasion de chercher, s'il existe, dans un Cilié très évolué comme *Cycloposthium bipalmatum*, des formes et des structures identiques ou équivalentes à celles des Gym-

nostomes et des Trichostomes, et, si tel était le cas, d'essayer d'en tirer des conclusions sur le rôle de ces formations homologues, et sur l'évolution qu'elles ont subies depuis les Ciliés les plus primitifs jusqu'aux Ciliés les plus évolués.

Nous ne reviendrons pas sur l'étude morphologique de *Cycloposthium bipalmatum*, qui a été décrit par de nombreux auteurs, en particulier DA CUNHA (1915), DA CUNHA et MUNIZ (1927), STRELKOW (1929 b) et (1931 a). Plus récemment, HOLLANDE et BATISSE (1959) se sont intéressés aux *Cycloposthiidae* du coecum de l'Hydrocheire du Brésil, et surtout à *Cycloposthium hydrochaeri*, qui présente de grandes analogies avec *C. bipalmatum*, exceptés la forme du macronoyau et le nombre de vacuoles contractiles (5 chez *C. hydrochaeri*, 4 chez *C. bipalmatum*). Nous nous bornons donc à donner de *C. bipalmatum* deux dessins montrant son organisation surtout au niveau de l'appareil digestif (dont la partie principale est la « nasse pharyngienne »); la ciliature est limitée à 3 zones, une antérieure (le ciliophore) et deux postérieures (les caudalia); le ciliophore peut être dévaginé (fig. 76 a) ou invaginé (fig. 76 b). Les coupes au microscope électronique nous permettront de connaître l'ultrastructure de la paroi cellulaire, des groupements de cils, et surtout de l'appareil digestif.

MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

CIL - CINETOSOME - FIBRES ANNEXES

A) LE CIL

La structure du cil est actuellement très bien connue; l'axonème, composé d'une paire de fibres axiales et de 9 paires de fibres périphériques, est recouvert par la membrane externe qui revêt le reste du corps. Les fibres axiales et périphériques sont des tubes de 170 à 250 Å de diamètre.

1°) *Les fibres axiales* : Elles reposent, à la base du cil, sur un grain axial, de 1 000 Å de diamètre, l'axosome (Pl. I, fig. 1). Elles sont réunies l'une à l'autre par des desmosomes transversales (fig. 77). Sous l'axosome, un septum concave marque la limite inférieure du cil, et la partie distale du cinétosome. Sur ce septum sont parfois posées de petites granulations (Pl. I, fig. 3). Septum et axosome existent dans la partie distale des cinétosomes non ciliés d'*Alloiozona*, où ils sont très rapprochés l'un de l'autre, et forment une masse fortement colorable (Pl. I, fig. 2). Les fibres axiales sont parfois reliées aux fibres périphériques par de petites lignes granuleuses, à épaississement médian (fig. 77).

2°) *Les fibres périphériques* sont groupées par paires ou doublets. A l'extrémité du cil, il n'existe plus pourtant que neuf tubules isolés, une des deux fibres du doublet s'étant interrompue. Le plus souvent, l'un des deux tubes du doublet porte un ou deux bras d'Azelius.

3°) *La paroi externe du cil* est le prolongement de la paroi cellulaire (Pl. I, fig. 1 et 3). Elle est lisse, rectiligne, mais parfois plissée, par exemple sur les cils du vestibule de *Blepharocorys* (Pl. II, fig. 2). SCHNEIDER (1964), qui trouve de tels cils à paroi plissée chez *Paramecium aurelia*, suppose que ces « villosités » jouent le rôle d'un filtre ne laissant passer que les petites particules alimentaires.

B) LE CINETOSOME

Appelé encore blépharoplaste, le cinétosome est un cylindre de 450 mμ de long environ, qui s'enfonce dans l'ectoplasme. Il débute à la base du cil, au niveau du septum. Il est constitué uniquement par le prolongement des fibres périphériques du cil (Pl. I, fig. 1). Les fibres axiales ne pénètrent jamais dans le cinétosome. A chaque paire de fibres périphériques vient s'adjoindre un troisième tubule, un peu plus petit que les deux autres, l'ensemble des trois tubules formant un triplet; les neuf triplets sont, vers le haut du cinétosome, parfaitement disposés sur un cercle, puis ils deviennent obliques par rapport à ce cercle, le tubule de plus petit diamètre étant tourné vers l'extérieur; des liaisons apparaissent entre les triplets voisins (Pl. V, fig. 1). Près de la partie proximale du cinétosome, des stries rayonnantes granuleuses, à renflement médian, relient les triplets périphériques à une masse centrale qui ressemble, en coupe transversale, à un tube. En fait, cette

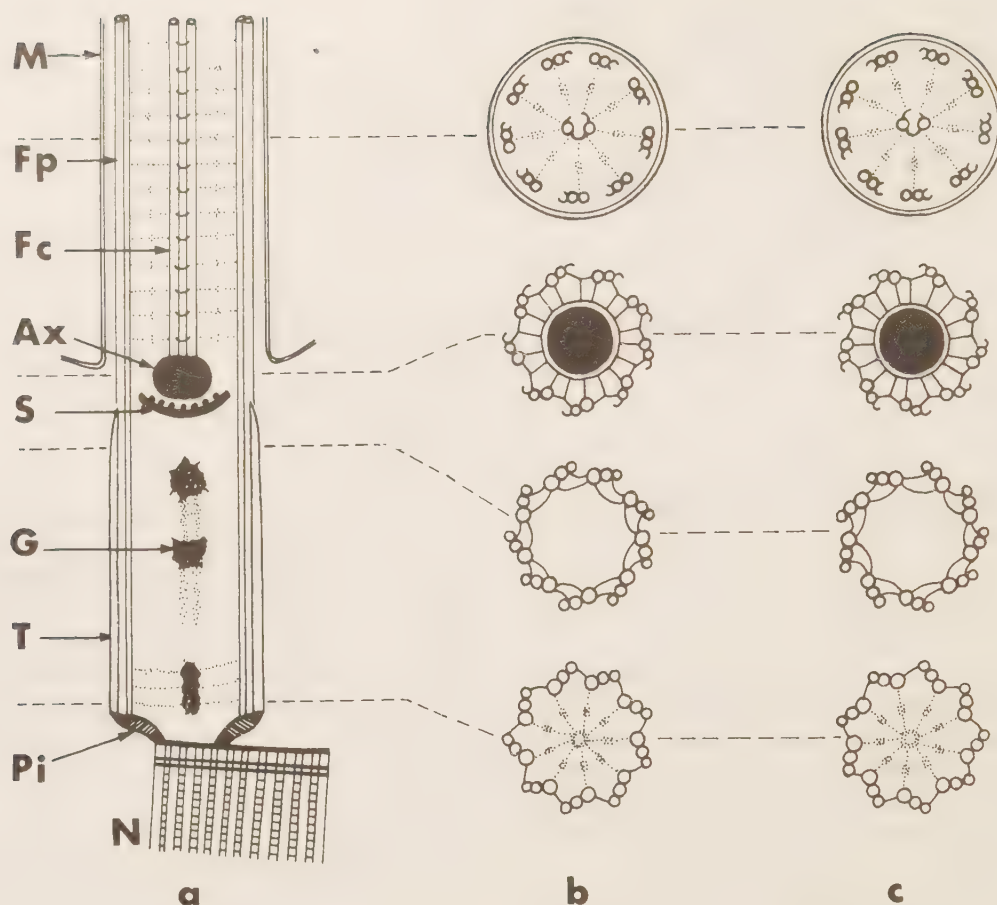


FIG. 77. — Schéma montrant l'organisation du cil et du cinétosome d'après la microscopie électronique :
a) coupe longitudinale; b) coupes transversales (vues de l'extérieur de la cellule);
c) coupes transversales (vues de l'intérieur de la cellule).

Ax : axosome; Fc : fibres centrales; Fp : fibres périphériques; G : granules centraux dans le cinétosome;
M : membrane cellulaire; N : némadesme; Pi : pièce intermédiaire; S : septum avec granules;
T : triplets du cinétosome.

masse centrale est une granulation colorable; certaines espèces de Ciliés montrent des cinétosomes à granules axiaux, au nombre de 1 à 5; c'est le cas chez *Cycloposthium bipalmatum* (Pl. I, fig. 3 et 4) et chez *Blepharocorys uncinata*.

La base du cinétosome peut être ouverte ou fermée. Ainsi, chez *Cycloposthium*, il existe un bouchon (Pl. I, fig. 3), analogue à la baguette infraciliaire des *Ophryoscolecidae* [NOIROT-TIMOTHÉE, (1958 b et 1960)]. Chez les autres Ciliés que nous avons étudiés, le cinétosome est ouvert à sa base (Pl. II, fig. 3); or, le plus souvent, il existe à ce niveau des fibres qui

s'enfoncent dans le cytoplasme (némadesmes); sur certaines coupes, il peut donc sembler que le cinétosome est fermé à sa base par la plaque de départ des némadesmes (Pl. I, fig. 1; Pl. II, fig. 5); en réalité, les némadesmes laissent le tube cinétosomien ouvert, et ils sont reliés aux triplets périphériques par des éléments intermédiaires (Pl. II, fig. 3 et 4). FAVARD, CARASSO et FAURÉ-FRÉMIET (1963) ont mis en évidence, chez *Trichodina urinicola* et *Trichodinopsis paradoxa*, différents modes d'insertion des fibres sur la base du cinétosome; aucun de ces modes ne correspond exactement à ce que nous avons ici.

C) L'ARRANGEMENT DES CILS

Chez les espèces que nous avons étudiées (sauf *Cycloposthium*), les cils sont toujours isolés. Seul *Cycloposthium* possède, sur le cilio-phore (Pl. III, fig. 2) et les *caudalia* (Pl. III, fig. 1) des groupements de cils que NOIROT-TIMOTHÉE a appelés syncils, les séparant nettement des cirres et des membranelles; en effet la séparation en groupes, si elle existe au niveau des cils, ne se retrouve pas au niveau des cinétosomes; il existe, entre les bouchons des cinétosomes, des relations qui ne s'interrompent pas à la limite des paquets de cils; les liaisons entre les bouchons, orientées parallèlement (Pl. I, fig. 3; Pl. IV, fig. 1) et perpendiculairement (Pl. IV, fig. 2 et 3) aux cinéties, forment un quadrillage serré, perforé de petits espaces libres arrondis (Pl. IV, fig. 2 et 3). Les extrémités de certains cils, en particulier dans les *caudalia*, sont renflées, comme chez *Diplodinium* et *Ophryoscolex* [NOIROT-TIMOTHÉE (1960)]. On retrouve donc, en ce qui concerne l'appareil ciliaire, des structures identiques chez les *Cycloposthiidae* et les *Ophryoscolecidae*, ce qui contribue encore à rapprocher les deux familles.

D) LES CINETOSOMES NON CILIES

Nous avons signalé, chez *Alloiozona* en particulier, la présence de cinétosomes non ciliés (Pl. I, fig. 2), dans les deux zones nues de la cellule. FAURÉ-FRÉMIET, FAVARD et CARASSO (1962) avaient montré que des cinétosomes temporairement non ciliés existent chez *Epistylis* où « ils sont légèrement enfoncés dans l'épithème »; ils possèdent un mince bourrelet annulaire distal. Or, chez *Alloiozona*, les cinétosomes non ciliés possèdent, à leur partie distale, un axosome et un septum, et ils sont toujours superficiels.

Par contre, chez *Cycloposthium*, quelques cinétosomes non ciliés sont analogues à ceux d'*Epistylis*; sans différenciation apicale distincte, et sans bouchon basal, ils sont légèrement enfoncés dans le cytoplasme, en-dessous de crêtes énigmatiques situées dans l'espace infundibulaire entourant le cilio-phore (Pl. I, fig. 4). NOIROT-TIMOTHÉE avait décrit de tels cinétosomes

chez les *Ophryoscolecidae* (1960) sans pouvoir déterminer leur rôle.

E) LA MULTIPLICATION DES CINETOSOMES

Aucune figure de division d'un cinétosome n'a été vue jusqu'alors. Or, incontestablement, chez les Ciliés que nous avons décrits, il se forme, au cours de la division, de nouveaux cinétosomes, soit par élinéation des cinéties pré-existantes, soit par simple apparition de cinétosomes nouveaux entre des cinétosomes anciens espacés. Les cinétosomes se forment-ils *de novo*? Récemment, ROTH et SHIGENAKA (1964 b) ont montré, chez *Diplodinium*, une résorption des cils, et émis l'hypothèse que les molécules libérées par cette résorption pouvaient être réutilisées pour fabriquer, en particulier, de nouveaux cinétosomes. NOIROT-TIMOTHÉE (1960) pense que les quelques tubules qui peuvent accompagner latéralement la base du cinétosome seraient formés par la division des tubes périphériques de celui-ci, et constitueraient l'ébauche d'un nouveau cinétosome; or, nous avons retrouvé des figures semblables (Pl. I, fig. 5), où il est évident que les tubules en question sont les fibres postciliaires décrites par PITELKA.

F) LES FIBRES ANNEXEES AU CINETOSOME.

Nous décrirons rapidement les différents types de fibres qui sont reliées aux cinétosomes, sans entrer dans le détail de leur arrangement dans les diverses parties de la cellule, que nous étudierons plus loin. PITELKA (1963 b, 1965) a montré, dans des schémas, quelles sont les fibres reliées aux cinétosomes.

1°) *Fibres transverses et fibres postciliaires* :

a) *Les fibres transverses* partent de la base du cinétosome, sur le côté gauche, et elles remontent dans la crête séparant deux cinéties, perpendiculairement à la direction de celles-ci.

Nous les retrouvons en coupe transversale (Pl. I, fig. 5; Pl. V, fig. 1) où elles forment un alignement de 4 à 6 petits tubes de 140 à 180 Å de diamètre; en coupe longitudinale (Pl. VI, fig. 3), nous les voyons traverser les crêtes intercinétiennes. Les fibres transverses viennent se placer sous la paroi externe de la cellule, puis franchissent la crête perpendiculairement aux cinéties; elles se recourbent ensuite, puis deviennent, dans leur partie distale, obliques par rapport aux cinéties, et parfois même parallèles à celles-ci.

b) *Les fibres postciliaires* partent du côté droit du cinétosome, et se dirigent vers l'arrière de la cellule, parallèlement aux cinéties. Nous les trouvons en coupe transversale (Pl. I, fig. 5; Pl. II, fig. 1), où elles forment deux lignes de tubules, l'une composée de 3 à 6 tubes, l'autre de 2 à 3 tubes. Ces fibres remontent vers la surface de la cellule, dans le bord de la crête intercinétienne voisine, et rejoignent les fibres postciliaires des cils précédents (Pl. III, fig. 3; Pl. VI, fig. 2). Ceci nous explique que, sur des coupes transversales (perpendiculaires aux cinéties), les fibres postciliaires se présentent en deux files parallèles de tubules (Pl. V, fig. 2 et 3).

c) *Relations entre cinétosome et fibres transverses et postciliaires* (fig. 78) :

Les fibres paraissent reliées aux triplets périphériques du cinétosome; en réalité, elles en sont séparées par un étroit espace clair (Pl. V, fig. 3). Sur coupe transversale, les fibres postciliaires paraissent, à leur origine, englobées dans une enveloppe qui les rattache aux fibres périphériques postérieures du cinétosome (Pl. I, fig. 5; Pl. II, fig. 1). Les fibres transverses sont toujours accompagnées d'une ligne opaque qui les sépare du cinétosome (Pl. V, fig. 1). Cette ligne rejoint la base du cinétosome, au niveau de la « pièce intermédiaire » dont nous avons parlé plus haut (Pl. III, fig. 3; Pl. V, fig. 3), et elle est en continuité avec l'enveloppe des fibres postciliaires. Sans aucun doute, il existe donc une relation entre les fibres annexes et les fibres périphériques du cinétosome; mais ceci ne nous suffit pas pour affirmer que les fibres annexes naissent par « copie » des fibres du cinétosome.

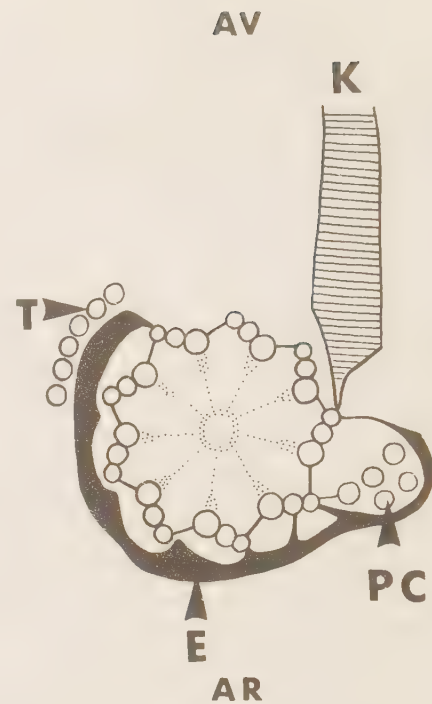


FIG. 78. — Coupe transversale de la partie profonde d'un cinétosome, montrant l'enveloppe opaque (E), qui entoure le cinétosome et les fibres postciliaires (PC), et qui longe les fibres transverses (T). Le cinétodesme (K) est dirigé vers l'avant de la cellule (AV); AR : arrière de la cellule. Le cinétosome est ici vu de l'intérieur de la cellule.

d) *L'appareil fibrillaire des crêtes intercinétiennes* :

Dans une coupe transversale de crête intercinétienne se trouvent donc, d'un côté, les fibres postciliaires qui sont coupées transversalement, et de l'autre côté, les fibres transverses qui sont coupées longitudinalement (Pl. V, fig. 1 et 4). Ces deux directions perpendiculaires sont nettement mises en évidence dans la figure 2 de la planche VI. Nous avons vu que les fibres postciliaires forment deux rangées de tubules, tout au moins dans leur partie proximale; en effet, dans la partie apicale de la crête où elles remontent, les fibres postciliaires ne constituent plus qu'une seule rangée de tubes, la deuxième s'étant interrompue très tôt (Pl. VI, fig. 1). Les crêtes peuvent montrer en coupe tangentielle que leurs deux bords possèdent des fibres tubulaires coupées transversalement; ceci est dû au fait que les fibres transverses et postciliaires re-

montent d'abord vers la surface avant de prendre leur direction normale; ces coupes intéressent donc les parties remontantes des fibres. Une certaine complication intervient dans les fibres des crêtes, chez *Isotricha*, au niveau de la « crête aborale ».

2°) Le cinétodesme :

En général, le cinétodesme des Ciliés endocommensaux des Ruminants et des Equidés est court; il s'insère latéralement à la base du cinétosome du côté antérieur droit et remonte dans la crête intercinétienne (Pl. V, fig. 2; Pl. VI, fig. 1), puis se dirige vers l'avant, parallèlement aux cinéties (Pl. I, fig. 5; Pl. V, fig. 1). Il est formé d'une fibre à structure périodique (période de 330 Å chez *Isotricha*). L'orientation des Ciliés grâce à la position du cinétodesme par rapport au cinétosome est possible; a) si on regarde le cinétosome de dessus, c'est-à-dire de l'extérieur de la cellule, on voit que les triplets sont disposés sur des rayons spiralés; en partant du tubule externe d'un triplet pour aller vers l'intérieur du cinétosome, on suit un rayon spiralé en tournant dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre (sens trigonométrique) (fig. 77 b); b) si on regarde le cinétosome de dessous, c'est-à-dire de l'intérieur de la cellule, on voit que les tubules des triplets sont disposés, de l'extérieur du cinétosome vers l'intérieur, sur des rayons tournant dans le sens des aiguilles d'une montre (fig. 77 c).

Les rayons spiralés portant les triplets latéraux sortent du cinétosome tangentiellement à la direction de la cinétie. Or, il faut remarquer que le cinétodesme est toujours placé dans le prolongement d'un de ces rayons, et qu'il se poursuit le long de ce rayon vers l'avant de la cellule. En conséquence, si un observateur regarde, sur une coupe, les cinétosomes de dessus, et s'il place le cinétodesme à sa droite, celui-ci se dirige vers lui, indiquant que l'avant de la cellule est vers l'observateur (fig. 80 a). Si l'observateur regarde le cinétosome de dessous, et s'il place le cinétodesme à sa droite, celui-ci s'éloigne de lui, indiquant que l'avant de la cellule est opposé à l'observateur, et que l'arrière est dirigé vers lui (fig. 80 b). DE PUYTORAC a

décrit chez *Mesnilella* (1963 b) et *Haptophrya* (1963 a) une direction postérieure du cinétodesme, contrairement à ce qu'il avait observé chez *Metaradiophrya* (1959). Tout récemment, après avoir réexaminé ces microphotographies selon les critères précédents, il a conclu (communication personnelle) à une orientation antérieure du cinétodesme chez tous les Astomes qu'il a étudiés en microscopie électronique. DE PUYTORAC et OKTEM (communication personnelle) trouvent une fibre périodique semblable à un cinétodesme perpendiculaire aux cinéties chez un *Nyctotherus*. Nous verrons plus loin, que les baguettes transversales du vestibule de *Paraisotricha* et que les baguettes du sillon ventral de *Didesmis quadrata*, à structure périodique, sont également perpendiculaires aux cinéties. Peut-on alors appeler ces structures périodiques, à orientation exceptionnelle, des cinétodesmes, ou doit-on se contenter d'appeler cinétodesme les fibres à structure périodique qui restent parallèles aux cinéties ?

Le cinétodesme nous a permis d'orienter les Ciliés; en particulier, chez les *Isotrichidae*, il est dirigé vers le pôle aboral de la cellule, à la droite des cinéties, que celles-ci soient somati-

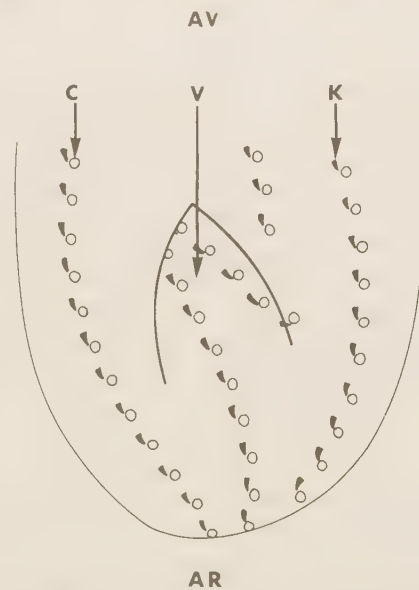


Fig. 79. — Schéma montrant, chez *Isotricha*, la place qu'occupe le cinétodesme (K) par rapport aux cinéties somatiques et aux cinéties du vestibule (V);

AV : partie antérieure de la cellule;

AR : partie postérieure; C : cinétosome.

(Vue de la partie postérieure de la face ventrale.)

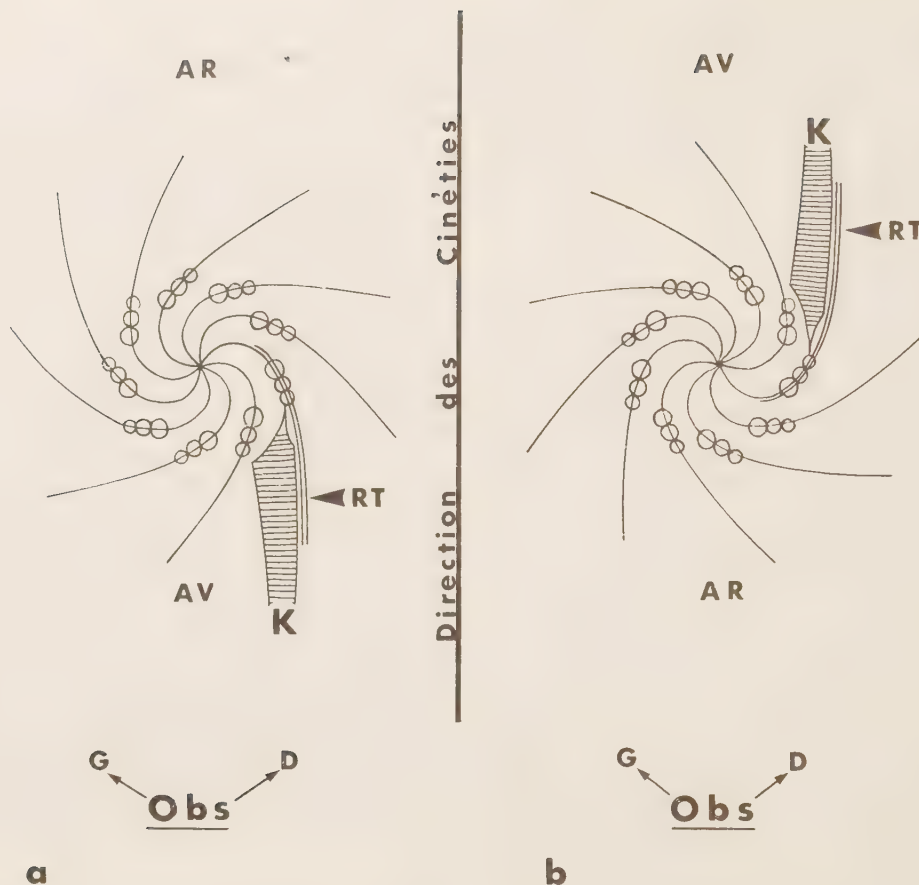


FIG. 80. — Schéma permettant d'orienter les coupes tangentielle de la paroi des Ciliés;
a) le cinétosome, vu de dessus, c'est-à-dire de l'extérieur de la cellule, présente des triplets portés par des rayons spirales qui pénètrent dans le cinétosome dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre;
b) le cinétosome, vu de dessous, c'est-à-dire de l'intérieur de la cellule, montre que ses rayons spirales convergent vers son centre en suivant le sens des aiguilles d'une montre.

AR: arrière de la cellule; AV: avant de la cellule; D: côté droit de l'observateur (Obs) et du Cilié;
G: côté gauche de l'observateur et du Cilié; K: cinétosome;
RT: rayon spiralé tangentiel au cinétosome, et portant un des neuf triplets.

ques ou vestibulaires (fig. 79); le pôle aboral est donc le pôle antérieur.

3°) Les némademes :

Dans certaines régions de la cellule seulement, il apparaît à la base du cinétosome un système de fibres tubulaires qui s'enfoncent dans le cytoplasme; ce système constitue le némademe, dont nous avons déjà précisé la structure (1964 a, 1965 a).

a) L'origine du némademe (fig. 77) :

Nous avons vu précédemment que, lorsque les cinétosomes sont ouverts à leur base, des pièces intermédiaires soutiennent les némademes (Pl. II, fig. 4). Mais lorsque les cinétosomes sont obstrués par un bouchon basal (*Cycloposthium*), c'est celui-ci qui porte directement le némademe. Le némademe est souvent beaucoup plus large que la base du cinétosome (Pl. II, fig. 5), ce qui tendrait à prouver que, s'il naît à partir du cinétosome, il peut ensuite s'accroître latéralement de lui-même.

b) Structure :

Des coupes transversales (Pl. XXIII, fig. 3) nous montrent qu'un némadesme est un ensemble de petits tubes de 250 Å de diamètre, disposés en quinconce, reliés entre eux par de fines desmoses; cet assemblage de tubes prend une forme paracrystalline, le plus souvent hexagonale. Chaque tube possède une lumière de 100 à 110 Å de diamètre, et une paroi (paraissant parfois granulaire) de 65 à 75 Å d'épaisseur. En coupe longitudinale, le némadesme présente une structure faussement périodique (Pl. II, fig. 4 et 5) due à la présence des desmoses entre les tubules. Il semblerait que chaque tube soit entouré par deux lignes spiralées d'où partiraient les desmoses unissant les tubes entre eux (Pl. VII, fig. 2). DE PUYTORAC a signalé chez *Prorodon* (1964) une structure périodique des fibres des némadesmes « qui pourrait résulter de la spiralisation de fibrilles constitutives ». Dans sa partie proximale, près de la base du cinétosome, le némadesme repose sur une sorte de lame transversale opaque, à laquelle fait suite un espace clair, puis deux autres lames transversales parallèles (Pl. II, fig. 5). Ces trois lames appartiennent effectivement au némadesme, et non au cinétosome, puisqu'on les retrouve en-dehors de celui-ci, lorsque le némadesme est plus large que le cinétosome.

c) Rôle des némadesmes :

Les némadesmes ne sont pas propres aux Ciliés. MIGNOT (1963) trouve chez un Flagellé, *Entosiphon sulcatum*, des formations analogues constituant le siphon protractile de ce Protozoaire. Nous verrons, pour notre part, que ces némadesmes sont souvent associés au système digestif, autour duquel ils constituent une sorte d'armature; nous serons alors amenés à préciser, autant que cela est possible, leur rôle probable, mais nous pouvons, dès à présent, dire que nous considérons les némadesmes, non pas comme des éléments contractiles, mais plutôt comme des formations élastiques, les déformations qu'ils subissent par contrainte extérieure étant « enregistrées » par les desmoses transversales, qui, élastiques elles-mêmes, ramènent les tubes dans leur position initiale lorsque la contrainte cesse.

4°) Autres fibres en relation avec les cinétosomes :

A plusieurs reprises, il a été signalé la présence de fibres réticulées chez les Ciliés. Ce sont des fibrilles convergeant en des nœuds, et qui sont toujours en relation avec la base de cinétosomes. ROUILLER et FAURÉ-FRÉMIET (1957) ont mis en évidence, chez *Campanella*, une telle formation reliée aux cinétosomes de l'infraciliature adorale. SCHNEIDER (1964) montre chez *Paramecium aurelia* un système de fibres réticulées, plus complexe que celui de *Campanella*, et où les nœuds, alignés, sont parfois séparés par des lignes granulaires; ces fibres sont en relation avec les cinétosomes des peniculus vestibulaires. ROUILLER et FAURÉ-FRÉMIET considèrent que ces fibrilles pourraient être constituées par une protéine voisine des collagènes, et joueraient le rôle d'une formation de soutien, résistante et élastique.

Nous avons observé des fibres équivalentes chez *Blepharocorys uncinata*, fibres issues de la base des cinétosomes des cils vestibulaires. Sur une coupe longitudinale (Pl. VII, fig. 4), on peut voir des nœuds accolés à la base des cinétosomes; ces nœuds sont reliés par des fibrilles, et sont espacés, à ce niveau, de 1950 Å à 2 000 Å. Chez *Campanella*, la distance internodale est normalement de 1 200 à 1 700 Å, et, chez *Paramecium aurelia*, de 2 200 à 2 900 Å. Dans la membrane de Descemet de l'œil des Vertébrés, JAKUS (1956) a trouvé des fibres identiques à distance réticulaire de 900 à 1 300 Å. Chez *Blepharocorys*, ces fibres entourent ensuite le vestibule sur sa partie non ciliée, les nœuds étant alors distants les uns des autres de 1 000 Å environ (Pl. VII, fig. 5 et 6). Les fibres réticulées remontent également le long de la paroi vestibulaire dorsale, et atteignent le sommet du processus apical, où les nœuds sont très rapprochés (670 Å), et souvent même noyés dans une masse homogène. Or, nous savons que le processus apical de *B. uncinata* est rigide, et parfaitement immobile; il semble donc indéniable que les fibres réticulées jouent, au niveau du processus, un rôle de soutien uniquement. Par contre, autour du vestibule, où les nœuds sont plus espacés, il est possible que les fibres réticulées, tout en conservant leur rôle de soutien, possèdent une certaine élasticité.

ECTOPLASME

L'ectoplasme est limité à l'extérieur par la membrane cellulaire.

1°) La membrane cellulaire :

D'une manière générale, elle est constituée d'une seule uni-membrane qui recouvre toute la cellule, ainsi que les cils (Pl. I, fig. 1, 2 et 3). PITELKA (1965) considère qu'il existe trois membranes unités formant la membrane cellulaire : la membrane extérieure (identique à celle que nous décrivons), et les limites externe et interne des vacuoles ectoplasmiques. En réalité, on ne peut pas dire que ces deux dernières sont des constituants de la membrane

cellulaire, car elles ne recouvrent pas les cils; de plus, elles ne se trouvent que dans les crêtes intercinétiques, et d'une manière discontinue, puisque limitant à elles deux des vacuoles bien séparées les unes des autres.

2°) L'épaisseur de l'ectoplasme :

Elle varie avec les espèces; elle est en général plus faible chez les Gymnostomes que chez les Trichostomes; en effet, si, chez les Gymnostomes, l'ectoplasme n'est composé que d'une seule couche contenant les cinétosomes et les vacuoles, chez les Trichostomes, il comporte une deuxième couche profonde homogène. L'épaisseur de l'ectoplasme, mesurée au milieu des crêtes intercinétiques de régions non spécialisées de la cellule, est de :

— 230 à 470 mμ	chez <i>Alloiozona trizona</i>	}	Gymnostomes
— 290 à 500 mμ	chez <i>Didesmis quadrata</i>		
— 240 mμ	chez <i>Polymorpha ampulla</i>		
— 1 500 à 2 700 mμ	chez <i>Isotricha</i>	}	Trichostomes
— 1 250 à 1 700 mμ	chez <i>Dasytricha ruminantium</i>		
— 1550 mμ	chez <i>Paraisotricha colpoidea</i>		

Chez les Gymnostomes, au-dessus de la vacuole à concrétions, les crêtes ectoplasmiques peuvent pourtant atteindre 1 800 mμ (*Polymorpha*), et même 2 500 mμ (*Alloiozona*). L'ectoplasme est également plus épais dans les extrémités antérieure et postérieure; chez *Polymorpha*, il mesure jusqu'à 630 mμ d'épaisseur autour du cytoprocte; chez *Paraisotricha colpoidea*, il atteint, à l'apex, 2 400 mμ de hauteur.

3°) Constitution de l'ectoplasme des Gymnostomes :

a) *Alloiozona trizona* :

L'ectoplasme forme des crêtes plates, peu élevées, entre les cinéties, sauf au-dessus de la vacuole à concrétions, où elles sont très hautes (Pl. VI, fig. 4). Il contient les cinétosomes (500 à 600 mμ de long) qui pénètrent à leur partie inférieure dans l'endoplasme, interrompant ainsi la limite ecto-endoplasmique (Pl. VIII, fig. 2); les fibres transverses et postciliaires qui remontent le long de la membrane cellulaire s'y trouvent également. Dans les crêtes, des petites va-

cuoles allongées, dont le grand axe est perpendiculaire à la surface de la cellule, sont serrées les unes contre les autres (Pl. VIII, fig. 2). L'ectoplasme est limité à sa base par la strate fibrillaire ecto-endoplasmique.

b) *Didesmis quadrata* :

L'ectoplasme présente des aspects différents selon les régions. Dans les zones non ciliées situées en dehors du sillon ventral, les crêtes longitudinales sont plus ou moins aplaties, séparées par des sillons étroits peu profonds, contenant des cinétosomes non ciliés. Chaque crête principale est divisée en de nombreuses crêtes secondaires (une dizaine) (Pl. XVI, fig. 4). Dans chaque crête secondaire se trouvent, près de la surface, des fibres tubulaires longitudinales disposées sur deux rangs parallèles composés chacun de deux à six tubules. Entre les paquets de tubules, des petites vacuoles occupent les espaces libres (Pl. VIII, fig. 1). Des travées transversales opaques séparent, de place en place, irrégulièrement, des groupes de vacuoles. Sous les vacuoles se trouve la fine

limite ecto-endoplasmique fibrillaire. La disposition des tubules sur deux rangs fait penser à des fibres postciliaires, mais nous n'avons pu en préciser l'origine avec certitude. Dans le sillon ventral, l'ectoplasme contient, en plus des éléments précédemment décrits, de grandes baguettes squelettiques de nature inconnue, orientées perpendiculairement au grand axe de la cellule, donc perpendiculaires aux crêtes (Pl. VIII, fig. 3 et 4). Nous supposons que ces baguettes sont l'équivalent des travées opaques transversales vues ci-dessus; ces baguettes ont une structure périodique (période de 320 Å), et elles pourraient être des cinétodesmes. Audessus de la vacuole à concrétions, l'ectoplasme forme des crêtes élevées, dans lesquelles les cils, cachés dans les sillons, envoient des fibres transverses et d'autres postciliaires. Dans les zones ciliées, l'ectoplasme contient de nombreux cinétosomes et leurs fibres annexes, ainsi que quelques vacuoles accolées.

4°) Constitution de l'ectoplasme des *Trichostomes* :

La grande épaisseur de l'ectoplasme est due à la présence d'une couche inférieure homogène qui n'existe pas chez les *Gymnostomes*. a) Chez *Isotricha* (Pl. VII, fig. 3), la couche externe contient les cinétosomes et leurs fibres annexes; entre les cinétosomes, les crêtes intercinétiennes sont occupées par deux rangées de vacuoles disposées irrégulièrement. Le cytoplasme de la couche interne est relativement homogène. Quelques petites vésicules ergastoplasmiques y sont alignées parallèlement aux cinéties. b) Chez *Dasytricha*, la couche externe varie peu par rapport à celle d'*Isotricha*; seules les vacuoles y sont plus petites et plus nombreuses (3 à 4 rangées). La couche interne, homogène, est moins épaisse que celle d'*Isotricha*; c) Chez *Paraisotricha* (Pl. IX, fig. 1; Pl. XIV, fig. 1), la couche externe contient, outre les cinétosomes et leurs fibres annexes, des saccules ergastoplasmiques allongés parallèlement aux cinéties (Pl. IX, fig. 1 et 4), très serrés, donnant aux crêtes leur forte argyrophilie; mais cette couche externe ne contient pas de vacuoles identiques à celles des *Isotrichidae*. La couche interne est plus ou moins épaisse selon les régions; elle est importante à l'apex de la cellule. Chez *P. minuta*,

elle est nettement séparée de la couche externe par une ligne formée de granules ayant la taille de ribosomes (Pl. IX, fig. 1).

5°) Constitution de l'ectoplasme de *Blepharocorys uncinata* :

Nous avons séparé *B. uncinata* des autres *Trichostomes*, car son ectoplasme est mince (300 mμ au maximum), formé d'une seule couche, et contient une cuticule. Une coupe transversale (Pl. IX, fig. 2) montre des crêtes longitudinales, séparées par des sillons peu profonds (mis en évidence au microscope optique par l'argent). La cuticule, de 100 mμ d'épaisseur dans les crêtes, est moins importante dans les sillons où elle s'accroche à la membrane cellulaire; elle est parfois percée de pores (Pl. IX, fig. 3). Sous la cuticule, des tubules, de 180 Å de diamètre, sont alignés sur deux rangs, parallèlement aux crêtes (Pl. IX, fig. 3; Pl. XI, fig. 3). Immédiatement en-dessous se trouve la limite ecto-endoplasmique. Nous avons remarqué que certaines des fibres issues des cinétosomes étaient différentes de celles observées chez les autres *Trichostomes*; nous voyons qu'avec la structure de l'ectoplasme les différences deviennent plus nombreuses.

6°) Constitution de l'ectoplasme de *Cycloposthium bipalmatum* :

L'ectoplasme est du même type que celui des *Ophryoscolecidae*. Il contient un certain nombre d'organites cellulaires, dont l'appareil nucléaire et les vacuoles pulsatiles. Dans certaines parties de la cellule (Pl. X, fig. 1), il est limité vers l'intérieur par deux strates de microfibrilles bien différenciées, et il est constitué d'un cytoplasme hétérogène contenant quelques inclusions, dont des saccules ergastoplasmiques. Ailleurs, il existe toujours une cuticule mince sous la membrane cellulaire, cuticule bordée à l'intérieur de quelques fibres tubulaires (Pl. X, fig. 4). Entre la limite ecto-endoplasmique et les tubules sous-cuticulaires se trouvent le plus souvent des plaques polysaccharidiques (Pl. X, fig. 2), séparées les unes des autres par d'étroits couloirs remplis de cytoplasme (Pl. X, fig. 3), et perforées totalement ou incomplètement par des pores de taille variable contenant de l'ergastoplasme en parti-

culier. Une plaque spéciale, la « Leiste » (Pl. V, fig. 4), suit un sillon oblique creusé dans la partie gauche de la cellule.

LA LIMITE ECTO-ENDOPLASMIQUE ET SES DERIVES

1°) Constitution de la limite ecto-endoplasmique :

Elle est en général composée, chez les Ciliés, de microfibrilles courtes, parallèles entre elles, formant un feutrage serré. DE PUYTORAC a montré qu'elle est plus complexe chez *Metaradiophrya* (1961 a) et *Anoplophrya* (1961 b), mais qu'elle comporte cependant au moins une strate de microfibrilles.

a) Chez les Gymnostomes, elle est formée d'une seule couche de fibrilles, continue et régulière chez *Alloiozona* (100 m μ) (Pl. V, fig. 3) et *Polymorpha* (Pl. XXIV, fig. 1), irrégulière et souvent peu repérable chez *Didesmis quadrata* (Pl. XVI, fig. 4) où elle forme un caryophore (Pl. XI, fig. 2), qui, partant des baguettes ectoplasmiques du sillon ventral (Pl. VIII, fig. 3), vient entourer l'appareil nucléaire, et se termine sur les quelques petites baguettes ectoplasmiques du sillon dorsal.

b) Chez les Trichostomes, à l'exception de *Blepharocorys*, la limite ecto-endoplasmique (décrite par NOIROT-TIMOTHÉE chez *Isotricha* (1958 c) est formée de deux couches microfibrillaires parallèles à la paroi cellulaire, les fibrilles de l'une étant toujours perpendiculaires aux fibrilles de l'autre (Pl. XI, fig. 1 et 4). Chez *Isotricha*, où l'épaisseur moyenne de chaque couche est de 380 m μ , les strates sont accompagnées de petits corpuscules énigmatiques que NOIROT-TIMOTHÉE avait déjà décelés; contrairement à ce que pense cet auteur, ces corpuscules ne seraient pas granulaires, mais ils se présentent plutôt sous la forme de plaquettes parallélépipédiques, de 300 m μ de long sur 45 m μ de large au maximum, et ils sont toujours inclus dans de petites vacuoles. Leur nature et leur rôle restent inconnus. Chez *Dasytricha*, on retrouve également ces plaquettes bordant les

deux couches fibrillaires dont l'ensemble mesure 700 m μ d'épaisseur. Chez *Paraisotricha colpoidea*, où les plaquettes n'existent pas, l'épaisseur de la limite ecto-endoplasmique double est d'environ 200 m μ . La couche interne envoie, chez *Isotricha*, des prolongements qui constituent le caryophore (Pl. XI, fig. 1; Pl. XX, fig. 1) ou qui traversent seulement l'endoplasme. Le caryophore n'existe pas chez *Dasytricha*. Chez *Paraisotricha*, où il est également absent, les prolongements internes de la limite ecto-endoplasmique, localisés vers l'apex du Cilié, constituent, d'une part le plancher de la vacuole à concrétions (Pl. XIX, fig. 2), d'autre part les travées reliant la paroi dorsale du vestibule à la paroi dorsale de la cellule (Pl. XII, fig. 1). Chez *Blepharocorys*, la limite ecto-endoplasmique, très fine (Pl. IX, fig. 2 et 3), est formée d'une seule couche, dont la structure est peu visible.

c) *Cycloposthium bipalmatum* présente une limite ecto-endoplasmique microfibrillaire (Pl. X, fig. 1), irrégulière, souvent invisible, en particulier au niveau des plaques squelettiques, où on ne trouve plus que des tubules formant la paroi de la nasse pharyngienne (Pl. X, fig. 3; Pl. V, fig. 4). Nous verrons plus loin que la limite ecto-endoplasmique existe cependant à l'intérieur même des lames pharyngiennes. A la base de certaines plaques squelettiques, les microfibrilles réapparaissent (Pl. XIII, fig. 2), et s'enfoncent dans le cytoplasme en s'épaississant pour former ce que les auteurs ont appelé le « muscle rétracteur du ciliophore » ou « motorium ». Celui-ci est constitué d'un ensemble de nombreuses fibrilles, disposées en couches parallèles, qui sont plissées en chevrons lorsque le ciliophore est rétracté (Pl. XII, fig. 2 et 3).

2°) Rôle des microfibrilles :

De telles microfibrilles nous font penser à celles qui constituent le muscle lisse des animaux supérieurs. NOIROT-TIMOTHÉE considère qu'elles forment une armature élastique autour de la cellule d'*Isotricha*. Nous estimons que ces fibrilles sur lesquelles DE PUYTORAC a attiré l'attention (1965 b), sont plutôt contractiles qu'élastiques. En effet, l'élasticité permet à un organisme doué de cette propriété de repren-

dre, après une déformation causée par une pression externe, sa forme initiale; par contre, la contractilité est une propriété qui se manifeste à l'intérieur de l'organisme, sans qu'un facteur externe en soit le « moteur ». Or, si les *Isotricha* se déforment pour contourner un obstacle, cette déformation n'est pas due à la contrainte exercée par l'obstacle, mais elle paraît déterminée par le Cilié. Chez *Cycloposthium*, dans les parties rendues rigides par la présence des plaques squelettiques, les fibrilles n'existent pas; mais celles du « motorium » jouent indéniablement un rôle dans l'invagination du ciliophore; là encore, aucune poussée externe n'oblige le ciliophore à se rétracter; le « motorium » est d'ailleurs très épais, condensé quand le ciliophore est invaginé, et il est au contraire allongé, étalé, plus mince, quand le ciliophore est dévaginé; de plus, si les fibrilles étaient seulement élastiques, et si une force extérieure provoquait l'invagination du ciliophore, celui-ci devrait aussitôt se dévagner dès que la force extérieure cesse; or, il suffit de regarder un *Cycloposthium* vivant pour voir qu'il n'en est pas ainsi, et que le ciliophore peut rester longtemps invaginé, même si aucun obstacle ne touche plus au Cilié. En outre, les fixateurs, quels qu'ils soient, provoquent la rétraction du ciliophore; on ne peut alors parler d'élasticité. L'ancien terme de « myonèmes » donné par CHATTON et PÉRARD (1921) à des fibres de *Pycnothricidae* n'est donc pas à rejeter, et pourrait s'appliquer aux microfibrilles de la limite ecto-endoplasmique et de ses dérivés.

Les seules observations de la structure des fibres (némademes ou microfibrilles) ne suffisent cependant pas pour déterminer leur rôle; leur nature chimique demande à être connue.

LES VACUOLES

1°) Les vacuoles alimentaires :

Formées à la sortie du cytopharynx, elles sont en général limitées par une membrane unitaire, composée de deux feuillets espacés de 70 Å environ. Cependant, chez *Isotricha*, elles présentent parfois une double membrane. La

paroi peut, par endroits, montrer des évaginations, dont le fond est garni d'une formation plus ou moins opaque, qui pourrait être l'équivalent des fibres décrites par FAVARD et CARASSO (1964) dans les vésicules de pinocytose. Si, en général, on rencontre peu de vacuoles alimentaires dans le cytoplasme des *Isotrichidae*, elles sont, par contre, plus nombreuses chez *Blepharocorys uncinata* (Pl. XIII, fig. 1) et chez les *Paraisotrichidae* (Pl. XV, fig. 3). Chez *Cycloposthium*, à la différence des *Ophryoscollecidae*, les vacuoles digestives n'épousent pas le contour des particules alimentaires, et elles se trouvent aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de la nasse pharyngienne (Pl. XIV, fig. 4). Le contenu des vacuoles digestives est composé, en majeure partie, de bactéries, mais aussi de divers ingestats plus ou moins détruits, ce qui ne permet pas de les identifier. Nous avons trouvé, chez *Dasytricha* par exemple, dans des vacuoles semblables aux vacuoles alimentaires, des organismes ronds, bien conservés, parfois groupés en une sorte de colonie (Pl. XIV, fig. 2); il pourrait s'agir de *Sphaerita* (Chytridiacées) signalés comme parasites des Ciliés du tube digestif des Equidés et des Ruminants.

2°) Les vacuoles contractiles :

Il existe, chez les Ciliés que nous avons étudiés tout au moins, deux types de vacuoles contractiles, celles où le canal excréteur est bordé de tubules, et celles où il ne l'est « apparemment » pas. La vacuole contractile se présente sous différentes formes selon la période du cycle où elle se trouve au moment de la fixation. Chez *Isotricha*, elle est aplatie en systole, et présente sur son pourtour de nombreuses digitations. En début de diastole, elle s'arrondit, et son contenu est homogène, finement granuleux. En fin de diastole, elle est parfaitement ronde, mais possède toujours, à sa périphérie, un spongioplasme important. Chez *Dasytricha*, en fin de diastole, de nombreuses petites vacuoles confluent en une seule. Le spongioplasme est, d'après ELIOTT et JIN BAK (1964), lié au système réticulo-endoplasmique formé de saccules à parois lisses ou granuleuses, ce qui apparaît effectivement chez *Isotricha*. La vacuole et le canal évacuateur sont séparés par un septum très mince (Pl. XVI, fig. 1), qui est le prolongement de la membrane

cellulaire, et qui se rompt lors de l'évacuation du contenu vacuolaire. Le canal est, dans toutes les espèces à l'exception de *Polymorpha ampulla*, entouré de nombreux tubules de 200 à 250 Å de diamètre (Pl. XIV, fig. 3; Pl. XVI, fig. 1) enroulés en spirale (Pl. XV, fig. 2). Lorsque la vacuole est vidée, ces tubules s'écartent considérablement du canal (Pl. XVI, fig. 2); lorsqu'elle est remplie, ils viennent s'appliquer contre sa paroi. Cette disposition des tubules est donc très différente de celle décrite par DE PUYTORAC (1960) chez les Astomes, mais elle correspond, par contre, à celle donnée par ELIOTT et JIN BAK (1964) pour *Tetrahymena*. Chez *Dasytricha*, il existe plusieurs canaux excréteurs (Pl. XXIV, fig. 2). Les tubules entourant le canal se prolongent jusqu'à son sommet, ce qui donne à penser que ce sont des fibres annexes des cinétosomes voisins qui se sont allongées et ont suivi l'invagination de la membrane cellulaire. Chez *Polymorpha ampulla*, le pore excréteur est largement ouvert, et le canal très court. Nous n'avons pas pu mettre en évidence la présence de tubules, ce qui ne nous paraît pas suffisant pour affirmer qu'ils n'existent pas. En effet, ils ont été décrits chez de nombreux Ciliés, aussi bien chez des *Suctorina* [RUDZINSKA (1958)], que chez des Astomes [DE PUYTORAC (1960)] ou des Hyménostomes [SCHNEIDER (1960), ROQUE, DE PUYTORAC, SAVOIE (1965)]. La limite ecto-endoplasmique entoure complètement le canal (Pl. XIV, fig. 3), constituant une sorte de sphincter (Pl. XVI, fig. 1 et 2) qui rétrécit le diamètre du canal en dehors de la période d'évacuation.

3°) Les vacuoles à concrétions des Holotriches du Cheval :

Rappelons que les concrétions minérales n'existent que chez les *Buetschliidae* et les *Paraisotrichidae*.

Chez tous les *Buetschliidae*, la vacuole à concrétions a une structure identique à celle que nous avons rapidement décrite (1965 a) chez *Alloiozona*. Elle comprend un cytoplasme homogène, dans lequel des concrétions calciques ovoïdes présentent une alternance de couches claires et de couches sombres concentriques (Pl. XVIII, fig. 1). La « membrane » de la vacuole est formée de némadesmes (Pl. XVI,

fig. 3; Pl. XVIII, fig. 1) issus des cils sus-concrétionnaires implantés entre les hautes crêtes ectoplasmiques déjà signalées à ce niveau. WOLSKA (1964 a) pense que les cinétosomes sus-concrétionnaires ne portent pas de cils. Or, aussi bien *Alloiozona* (Pl. VI, fig. 4) que *Didesmis* ou *Polymorpha* portent des cils entre les crêtes sus-concrétionnaires. Il nous faut remarquer enfin que des mitochondries sont souvent groupées autour de la vacuole à concrétions, accolées aux némadesmes de l'enveloppe (Pl. XVIII, fig. 1; Pl. XX, fig. 5).

Chez les *Paraisotrichidae*, les concrétions sont sphériques, formées de couches concentriques; mais, dans le cytoplasme de la vacuole, se trouvent de nombreuses mitochondries (Pl. XV, fig. 3). La limite de la vacuole est constituée, à la base, dorsalement et sur le côté droit par la limite ecto-endoplasmique et ses fibres dérivées (Pl. XIX, fig. 2), ventralement et du côté gauche par la limite ecto-endoplasmique à l'extérieur, et par des némadesmes issus des cils du champ frontal à l'intérieur; cette double enveloppe est nettement visible sur certaines coupes (Pl. XV, fig. 3).

Les mitochondries qui sont accolées à la vacuole des *Buetschliidae*, et incorporées à la vacuole des *Paraisotrichidae* ont certainement un rôle dans l'élaboration des concrétions calciques. Sont-elles des transporteurs de sels ou des fournisseurs d'énergie ? Leur rôle reste à déterminer dans ce cas particulier.

LES RESERVES

Les réserves polysaccharidiques se rencontrent surtout chez les *Isotrichidae*. Chez *Isotricha*, la cellule peut stocker des grains d'amidon (Pl. XVIII, fig. 2), mais elle élabore également des granules d'amylopectine, en forme de navettes (Pl. XI, fig. 1; Pl. XVIII, fig. 2 et 4). Chez *Dasytricha*, on ne retrouve pas d'amidon, mais seulement des granules ovoïdes d'amylopectine (Pl. XIV, fig. 2; Pl. XXIV, fig. 2). NORROT-TIMOTHÉE (1960) constate que, chez les *Ophryoscolecidae*, les granules d'amylopectine sont souvent accompagnés de saccules ergastoplasmiques, ce qui ne se produit pas chez les

Isotrichidae. Nous ne savons donc pas quel est le support des enzymes qui permettent la synthèse de l'amylopectine.

Nous n'avons pas trouvé de réserves polysaccharidiques chez les Gymnostomes du Cheval. Par contre FORSYTH, HIRST et OXFORD (1953) ont montré qu'il existe des granulations d'amylopectine dans le cytoplasme de *Cycloposthium*. D'autre part, STRELKOW (1929 b) montre que les plaques squelettiques des *Cycloposthium* ont la même composition chimique que celles des *Ophryoscolecidae*. NOÏROT-TIMOTHÉE (1960) émet l'hypothèse que celles-ci, de nature polysaccharidique, composées d'« ophryoscolecine », jouent les rôles de soutien et de réserves à la fois. Les plaques des *Cycloposthium* sont souvent accompagnées d'ergastoplasme (Pl. X, fig. 3), lequel joue peut-être un rôle dans leur élaboration, mais rien ne nous permet d'affirmer qu'elles constituent des réserves alimentaires pour la cellule.

L'APPAREIL NUCLEAIRE

Il est toujours enveloppé par des saccules ergastoplasmiques et parfois par un caryophore microfibrillaire.

1°) Le *macronoyau* présente normalement, quelle que soit l'espèce étudiée, un contenu hétérogène, à granules chromatiques de forme irrégulière, dont le centre est parfois plus clair, dispersés dans un nucléoplasme peu dense [SESHACHAR (1964)]. Des plages opaques granuleuses, de densité moindre, pourraient être des nucléoles [KLUSS (1962)]. La paroi, formée d'une double membrane, est perforée de nombreux petits pores de 1 100 Å de diamètre (Pl. XXIV, fig. 2), parfois marqués d'un ou deux granules centraux; ces pores ont souvent été mis en évidence ailleurs que chez les Ciliés, en particulier par ANDRÉ et ROULLIER (1956) et SÉNAUD (1964). Dans le macronoyau d'*Isotricha* en division, nous avons décelé la présence de paquets de fibres tubulaires, à orientation variable (Pl. XVII, fig. 3), équivalents des tubules décrits par CARASSO et FAVARD (1965) chez *Campanella umbellaria* en division. BRETSCHNEIDER et VORSTENBOSCH

(1964) ont montré que le noyau des *Isotricha* peut contenir des parasites qui détruisent la chromatine. Nous avons effectivement retrouvé des cellules arrondies, de 4 500 à 8 500 Å de diamètre, situées au milieu d'un grain de chromatine, ou près d'une plage de nucléoplasme totalement dépourvue de chromatine (Pl. XX, fig. 1). Ces cellules parasites ont une double membrane; leur contenu peut être granulaire (Pl. XX, fig. 3) ou finement réticulé (Pl. XX, fig. 2). Elles peuvent se diviser (Pl. XX, fig. 2), et former des groupes de 3 ou 4 individus. BRETSCHNEIDER et VORSTENBOSCH pensent qu'il s'agit de microorganismes se nourrissant de chromatine, « proches des Rickettsia ou Anaplasmes ». Nous estimons que ce sont effectivement des Bactéries voisines des Anaplasmes par leur structure, si l'on en juge d'après les figures que donne WADDELL (1964), retrouvées par SÉNAUD (inédit : Anaplasme parasite des hématies du Zébu de Madagascar).

2°) Le *micronoyau* est entouré d'une double membrane, dont le feuillet interne peut être fortement épaissi. Son contenu est normalement composé d'une masse chromatique centrale, et de nucléoplasme clair aux deux extrémités. Dans le micronoyau au repos, il existe souvent des fibres tubulaires aux deux pôles. Ces fibres fusoriales seraient donc permanentes. Au début de la division, elles deviennent très abondantes (Pl. XVII, fig. 4 et 5). Ce sont des fibres tubulaires de 180 Å de diamètre, analogues à celles décrites par ROTH et JENKINS (1962) chez *Diplodinium*, et par CARASSO et FAVARD (1965) dans le micronoyau de *Campanella umbellaria*. Cependant, si quelquefois elles ne convergent pas vers les pôles (Pl. XVII, fig. 4), le plus souvent elles forment un faisceau rayonnant à partir des extrémités du micronoyau (Pl. XVII, fig. 2). Chez *Alloiozonia*, le contenu chromatique reste dispersé entre les microtubules fusoriaux (Pl. XVII, fig. 4). Mais chez les autres espèces, la chromatine se groupe en paquets épais, plus ou moins parallèles au grand axe du micronoyau (Pl. XVII, fig. 1), chaque paquet étant accompagné d'une sorte d'enveloppe qui lui est propre. Ces paquets chromatiques ne seraient pas des chromosomes simples, mais des chromosomes composés, dont il nous a été malheureusement impossible de déceler la structure fine.

AUTRES INCLUSIONS

1°) *L'appareil de Golgi*, qui, en principe, existe dans toutes les cellules, n'est cependant pas toujours connu chez les Protozoaires. On n'en reconnaît pas chez la Paramécie. NOIROT-TIMOTHÉE (1960), qui en a trouvé chez les *Ophryoscolecidae*, avoue ne pas en avoir vu chez *Isotricha*, et suppose son existence chez *Cycloposthium*. Dans les espèces que nous avons étudiées, nous n'avons jamais trouvé d'appareil de Golgi typique, ni chez *Cycloposthium bipalmatum*, ni chez les Holotriches. HOVASSE (1956) et OBERLING (1959) pensent que le Golgi des Ciliés peut être localisé dans le cortex des vacuoles pulsatiles, mais nous ne l'avons pas rencontré à ce niveau.

2°) *Le chondriome* :

Les mitochondries ont, chez les Ciliés endocommensaux du tube digestif des Ruminants et des Equidés, un aspect particulier. Elles possèdent une membrane unique, et l'internum ne contient pas de crêtes. Cette structure spéciale est, sans aucun doute, en rapport avec la vie anaérobie. Elles sont donc difficilement identifiables. Les Flagellés des Termites ont également des mitochondries d'un type anormal, et sont peu reconnaissables [GRASSÉ (1956)]. D'ailleurs, la plupart des Flagellés parasites, comme *Trichomonas* [JOYON (1963)] ont des mitochondries d'un type spécial. Comme le signale NOIROT-TIMOTHÉE (1960), les mitochondries sont localisées principalement à la périphérie de la cellule chez les Ciliés sans carapace, dans le ciliophore dévaginable chez *Cycloposthium* (Pl. XII, fig. 2; Pl. XXX, fig. 4) et dans les caudalia (Pl. III, fig. 1). C'est ainsi que nous les trouvons en abondance sous la limite ecto-endoplasmique d'*Isotricha* (Pl. XI, fig. 1; Pl. XX, fig. 1), de *Dasytricha*, de *Blepharocorys uncinata* (Pl. IX, fig. 2 et 3), de *Paraisotricha*, d'*Alloiozona* (Pl. VIII, fig. 2), et de *Didesmis quadrata* (Pl. XIX, fig. 1). Elles se trouvent également le long du vestibule des Trichostomes, et entourent le cytopharynx des Gymnostomes. Nous avons signalé qu'elles pouvaient être en liaison avec les vacuoles à

concrétions des *Buetschliidae* et des *Paraisotrichidae*.

3°) *L'ergastoplasme* a été mis en évidence chez les Ciliés par DE PUYTORAC (1958), FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER (1958) et NOIROT-TIMOTHÉE (1960). Il peut se présenter soit sous la forme banale de lamelles aplaties, soit sous la forme de vésicules arrondies. Il se dispose parfois en couches concentriques (Pl. XX, fig. 4). Il est localisé en certains points bien précis : il forme le reticulum endoplasmique dont la surface porte des grains de Palade ou en est dépourvue (smooth-surfaces) (Pl. XVII, fig. 6); il existe toujours autour de l'appareil nucléaire qu'il entoure presque complètement (Pl. XVII, fig. 4); si un caryophore microfibrillaire est présent, l'ergastoplasme se trouve soit uniquement à l'extérieur de celui-ci (Pl. XVIII, fig. 5), soit de chaque côté; il existe en grande quantité dans l'ectoplasme des *Paraisotrichidae* (Pl. V, fig. 2; Pl. IX, fig. 4), mais aussi dans l'endoplasme (Pl. IX, fig. 1; Pl. XIV, fig. 1). De même, chez les *Isotrichidae*, il peut se trouver en petites vésicules dans l'ectoplasme (Pl. VII, fig. 3; Pl. XI, fig. 4), mais aussi à la périphérie de l'endoplasme, entre les mitochondries (Pl. XVII, fig. 6). Chez les Gymnostomes, il est abondant sous la limite ecto-endoplasmique (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3 et 4) où il peut former des empilements de saccules (Pl. XVI, fig. 4), ou bien s'intercaler entre les mitochondries. Chez *Cycloposthium bipalmatum*, on le trouve dans les pores des plaques squelettiques (Pl. X, fig. 3), mais également autour de la limite ecto-endoplasmique fibrillaire (Pl. X, fig. 1), ainsi que dans l'endoplasme. Enfin, rappelons qu'il est souvent abondant autour des vacuoles contractiles.

L'APPAREIL DIGESTIF

Nous étudierons successivement le complexe digestif des Gymnostomes, des Trichostomes et des Entodiniomorphes, en partant donc d'un type d'organisation simple, pour arriver à un type compliqué. Or, si les différences d'organisation sont suffisamment nombreuses entre les représentants de ces trois ordres, le cytoprocte,

par contre, possède partout la même structure; c'est pourquoi nous en parlerons tout d'abord.

1°) *Le cytoprocte* :

Il est constitué par un canal permanent plus ou moins ouvert. C'est à son niveau que viennent se déverser les vacuoles alimentaires dont le contenu est expulsé à l'extérieur. Sa paroi, parfois épaissie (Pl. XVIII, fig. 3) est le prolongement de la paroi cellulaire. Dans la région où arrivent les vacuoles digestives, cette paroi est bordée de tubules de 200 Å de diamètre (Pl. XIX, fig. 1). La limite ecto-endoplasmique microfibrillaire entoure entièrement le canal et forme, au départ de celui-ci, un épaississement jouant le rôle d'un sphincter qui peut tendre à rétrécir le diamètre du canal ou au contraire le laisser largement ouvert. Chez *Paraisotricha colpoidea*, la limite ecto-endoplasmique est épaissie tout le long du canal évacuateur, constituant un long sphincter cylindrique (Pl. XXI, fig. 1).

2°) *Cytostome et cytopharynx des Gymnostomes* :

Nous avons décrit, dans une note préliminaire (1964a), l'ultrastructure du cytostome et du cytopharynx d'*Alloiozona trizona*. Nous pouvons ici mener en parallèle leur étude chez les trois espèces de la famille des *Buetschliidae* auxquelles nous nous sommes intéressés.

a) *Le cytostome* est ouvert à la partie apicale de la cellule. Il est en général constitué par un bourrelet non cilié, dont la paroi est le prolongement de la membrane cellulaire. Des fibres tubulaires sous-jacentes, issues des premiers cils entourant le bourrelet, s'allongent parallèlement à la paroi, en suivant l'invagination buccale, et se prolongent tout le long du cytopharynx (Pl. XXI, fig. 2 et 5). Ces tubules, de 200 Å de diamètre en moyenne, sont disposés en rideaux perpendiculaires à la paroi du cytostome; les rideaux sont toujours associés par paires à leur origine (Pl. XXI, fig. 3 et 4; Pl. XXII, fig. 1). Remarquons aussi que le bord du cytostome, uniforme chez *Polymorpha* et *Didesmis*, peut émettre des évaginations antérieures chez *Alloiozona* (Pl. XXI, fig. 2 et 4).

L'origine des rideaux de tubules mérite une

étude particulière. Des coupes longitudinales de la cellule nous montrent qu'ils partent de la base des cinétosomes les plus proches du cytostome (Pl. XXI, fig. 5). Il faut donc chercher leur origine dans le système des fibres annexes de ces cinétosomes. Sur des coupes transversales et obliques de l'apex de la cellule, il est clair qu'à chaque cinétie entourant l'ouverture buccale correspondent deux rideaux de tubules (Pl. XXI, fig. 4; Pl. XXII, fig. 1). Des coupes examinées à un plus fort grossissement (Pl. XXII, fig. 2) nous apprennent que ce sont les fibres transverses des premiers (4 à 8) cinétosomes des cinéties péri-buccales qui, au lieu de s'orienter perpendiculairement aux cinéties et de traverser les crêtes intercinétiennes, viennent s'allonger vers l'avant de la cinétie, et se prolonger dans le bourrelet du cytostome. Ces deux rideaux de fibres « transverses » sont situés à la gauche de la cinétie dont ils sont issus. Le plus proche de cette cinétie, c'est-à-dire celui de droite, est formé à partir des fibres transverses des cinétosomes 1 et 2 surtout, alors que celui de gauche (le plus éloigné de la cinétie-mère) est formé à partir des cinétosomes 2, 3 et 4, mais il est probable qu'un certain nombre d'autres cinétosomes postérieurs au quatrième participent également à la formation des rideaux. Il semble que, en plus des fibres transverses, d'autres fibres (que nous appelons « fibres supplémentaires »), partant de la face antérieure des cinétosomes 1 et 2 en particulier, viennent se placer parallèlement aux rideaux. Or, il arrive que, sur des coupes obliques de l'entrée du cytostome (Pl. XXII, fig. 1), ou sur des coupes longitudinales, on retrouve, entre les rideaux, quelques tubules (3 à 6) qui semblent avoir une direction perpendiculaire à celle des tubules des rideaux; nous pensons que ce sont là les « fibres supplémentaires » intercalées.

La limite ecto-endoplasmique, située sous les rideaux, s'épaissit dans le bourrelet péri-buccal (Pl. XXII, fig. 1), mais s'interrompt très vite des le début du cytopharynx.

b) *Le cytopharynx* fait suite au cytostome, sans qu'il y ait de limite nette entre les deux. Son diamètre diminue à mesure qu'il s'enfonce dans l'endoplasme. La lumière du cytopharynx peut être plus ou moins aplatie, ou distendue

par des particules alimentaires (Pl. XXIII, fig. 1), ou parfaitement arrondie.*

Les rideaux de tubules accompagnent le cytopharynx jusque dans sa partie la plus profonde, alors que les « fibres supplémentaires » s'arrêtent très tôt. Dans la partie antérieure, leur nombre est double de celui des cinéties; ils sont disposés perpendiculairement à la paroi (Pl. XXII, fig. 5), et sont alors formés chacun de 12 à 15 tubules (Pl. XXI, fig. 3; Pl. XXII, fig. 3). Mais, en profondeur, leur nombre diminue, ce qui laisse supposer que certains d'entre eux s'interrompent assez rapidement (Pl. XXIII, fig. 1). Vers le fond du cytopharynx, ils sont peu nombreux, et seulement composés de 2 à 4 tubules chacun.

Une armature de némademes issus des cils de la région antérieure du Cilié, entoure le cytopharynx. Chez *Didesmis quadrata*, les cils proches du cytostome, plus serrés, donnent naissance à des némademes ayant tous la même taille (Pl. XXIII, fig. 2) qui s'enfoncent dans le cytoplasme et entourent le cytopharynx (Pl. XXII, fig. 5). Ces némademes sont petits (composés d'une vingtaine de tubules au maximum) et peu nombreux, disposés sur un à trois rangs seulement. Chez *Polymorpha ampulla*, le cytopharynx est entouré par un double cône de némademes (Pl. XXIV, fig. 1); les cils les plus antérieurs fournissent à leur base des némademes minces, dont la largeur ne dépasse pas le diamètre du cinétosome, et qui constituent le cône interne de l'armature. Les cils suivants forment des némademes plus épais, moins nombreux aussi, qui constituent le cône externe de l'armature. Les deux groupes de némademes s'incurvent en profondeur, avec le cytopharynx, vers la face ventrale de la cellule. Chez *Alloiozona*, les némademes sont disposés suivant trois couches concentriques (Pl. XXIII, fig. 1), et s'enfoncent obliquement dans le cytoplasme, en formant un cône ouvert vers l'avant de la cellule. La couche interne est formée de 4 ou 5 lignes concentriques de némademes de taille variable, les plus petits étant les plus internes, les plus gros étant à la périphérie et possédant une cinquantaine de tubules; ils sont issus des trois ou quatre cils les plus antérieurs de la couronne ciliée péribucale, ceux-là même qui participent à la formation des rideaux de tubules cytostomiens et

cytopharyngiens. La couche moyenne est formée de petits némademes possédant au plus 25 tubules chacun, disposés par 8 ou 9 en files rayonnantes à partir du centre. Ils sont issus des cils de la couronne péribucale, à l'exception des 3 ou 4 premiers. La couche externe est composée de quelques gros némademes, irrégulièrement disposés, pouvant posséder chacun 250 tubules, et qui sont issus des premiers cils espacés de la couronne ciliée antérieure somatique. C'est donc chez *Alloiozona* que l'armature cytopharyngienne possède l'organisation la plus élevée.

c) *Le cytoplasme stomo-pharyngien :*

Il a été étudié par FAURÉ-FRÉMIET (1961 b) chez les *Cyrtophorina* libres, où il se présente sous la forme de vacuoles ou de vésicules. Cet auteur (1962 b) y a mis en évidence la présence de phosphatase acide. Nous retrouvons, chez les Gymnostomes endocommensaux, un phagoplasme ayant une structure vésiculeuse (Pl. XXIII, fig. 3) ou vacuolaire (Pl. XXIII, fig. 4) entre la paroi du cytopharynx et son armature fibrillaire (Pl. XXI, fig. 5); les vésicules peuvent se trouver également en dehors de l'armature; elles sont particulièrement abondantes dans la partie antérieure du système digestif (Pl. XXII, fig. 1). Ce cytoplasme stomo-pharyngien joue très certainement un rôle dans la digestion des proies.

3°) *Vestibule, cytostome et cytopharynx des Trichostomes :*

Chez *Isotricha*, le vestibule est presque entièrement cilié; chez *Dasytricha*, *Paraisotricha* et *Blepharocorys*, il n'est cilié que sur une face, l'autre, nue, étant soutenue par une armature fibrillaire transversale.

a) *Isotricha :*

Le vestibule est toujours bordé par la limite ecto-endoplasmique, et il est garni de cinéties longitudinales sur la majeure partie de sa paroi (Pl. XXV, fig. 1), la seule zone non ciliée étant le bourrelet longitudinal que nous avons décrit en microscopie photonique (Pl. XXV, fig. 2; Pl. XXVI, fig. 1), et que nous retrouvons sur des coupes transversales (Pl. XXVI, fig. 2). Les cinétosomes possèdent à leur base des néma-

desmes de taille différente, importants sur la face ventrale gauche, plus petits ailleurs (Pl. XXV, fig. 1; Pl. XXVI, fig. 2), qui se dirigent vers l'avant de la cellule, et accompagnent le vestibule. Le bourrelet non cilié contient des rideaux de tubules de 200 Å de diamètre, d'abord peu nombreux, puis au nombre d'une vingtaine, issus des cils voisins. D'après la position du cinétodesme, nous pouvons conclure que ces rideaux sont formés par les fibres transverses de ces cils (Pl. XXVI, fig. 1) qui, au lieu de traverser les crêtes intercinétiques, ont été entraînées dans l'invagination vestibulaire et se sont allongées (Pl. XXVI, fig. 4). Chaque rideau est formé par la juxtaposition des fibres transverses de plusieurs cils d'une même cinétie, chaque cinétie fournissant deux rideaux. Les rideaux de tubules ne sont pas rectilignes; d'abord perpendiculaires au grand axe de la cellule, ils s'infléchissent ensuite vers l'avant de celle-ci, et suivent le bourrelet non cilié sur toute sa longueur (Pl. XXVI, fig. 4). Ceci nous permet de comprendre que certaines coupes transversales du vestibule (Pl. XXVI, fig. 2 et 3) montrent des rideaux orientés différemment, simplement parce que la coupe concerne une partie proche de l'origine, donc encore perpendiculaire au grand axe du vestibule et du bourrelet, pour les uns, et une partie plus éloignée, donc parallèle à l'axe longitudinal du bourrelet, pour les autres. D'autre part, il est possible que, dans un rideau, certains tubules s'infléchissent plus rapidement que d'autres.

Le cytostome : plus le bourrelet longitudinal s'enfonce dans le vestibule, plus il occupe une grande surface, au détriment des cinéties qui s'interrompent peu à peu, et qui finissent par disparaître, le bourrelet ayant envahi totalement, au fond du vestibule, la paroi de ce dernier. C'est à ce niveau, où s'arrêtent les cinéties, que commence le cytopharynx (Pl. XXII, fig. 4; Pl. XXV, fig. 3). La limite entre vestibule et cytopharynx n'est pas nette. Nous reparlerons, dans le troisième chapitre de ce travail, du problème de la dénomination des éléments d'un tel appareil digestif.

Le cytopharynx fait suite directement au vestibule. Il possède la structure du bourrelet vestibulaire, c'est-à-dire qu'il est entièrement entouré de rideaux de tubules perpendiculaires

à sa paroi (Pl. XXV, fig. 3) dont le nombre diminue en profondeur. Il est soit aplati, soit distendu par des particules alimentaires (bactéries) (Pl. XV, fig. 1). Entre les rideaux se trouvent des petites vacuoles qui font penser au phagoplasme des Gymnostomes. Il faut remarquer que les gros némadesmes issus des cils vestibulaires forment une armature lâche autour du cytopharynx (Pl. XXV, fig. 3).

Nous avons retrouvé un appareil digestif de même type chez *Balantidium coli* du Porc, où le vestibule, à demi cilié, présente, dans la partie nue de sa paroi, des rideaux de tubules perpendiculaires à la limite de la lumière vestibulaire, et des némadesmes nombreux, alignés sur plusieurs rangs, constituant une armature; le cytopharynx est formé par l'envahissement de la paroi vestibulaire par la partie non ciliée.

b) *Dasytricha* :

Le vestibule n'est cilié que sur la face latéro-ventrale droite sur laquelle courent une dizaine de cinéties. Des petits némadesmes partent des cinétosomes des cils vestibulaires, alors que les némadesmes issus des cils extérieurs voisins de l'ouverture vestibulaire accompagnent la paroi non ciliée latéro-dorsale gauche. Celle-ci contient des rideaux de tubules (Pl. XXIV, fig. 3) qui sont les fibres transverses des cils vestibulaires. Partant de la base des cinétosomes des cils vestibulaires, le cinétodesme, qui est, au départ, dirigé vers l'avant de la cellule, se courbe et devient perpendiculaire à la direction des cinéties, et il vient entourer la partie non ciliée du vestibule (Pl. XXV, fig. 4). Il y a donc, dans cette paroi nue, une triple armature : les rideaux de tubules, perpendiculaires à la lumière vestibulaire, les anneaux cinétodesmiens perpendiculaires à l'axe longitudinal du vestibule, et les némadesmes décrits ci-dessus. Une coupe longitudinale, tangentielle à cette paroi non ciliée (Pl. XXIV, fig. 2), nous montre très nettement ces trois éléments. Comme chez *Isotricha*, la partie non ciliée finit par occuper la totalité du pourtour du vestibule, et forme ensuite le cytopharynx.

c) *Paraisotricha colpoidea* et *P. minuta* :

Les appareils digestifs de *P. colpoidea* et de *P. minuta* sont construits de la même façon,

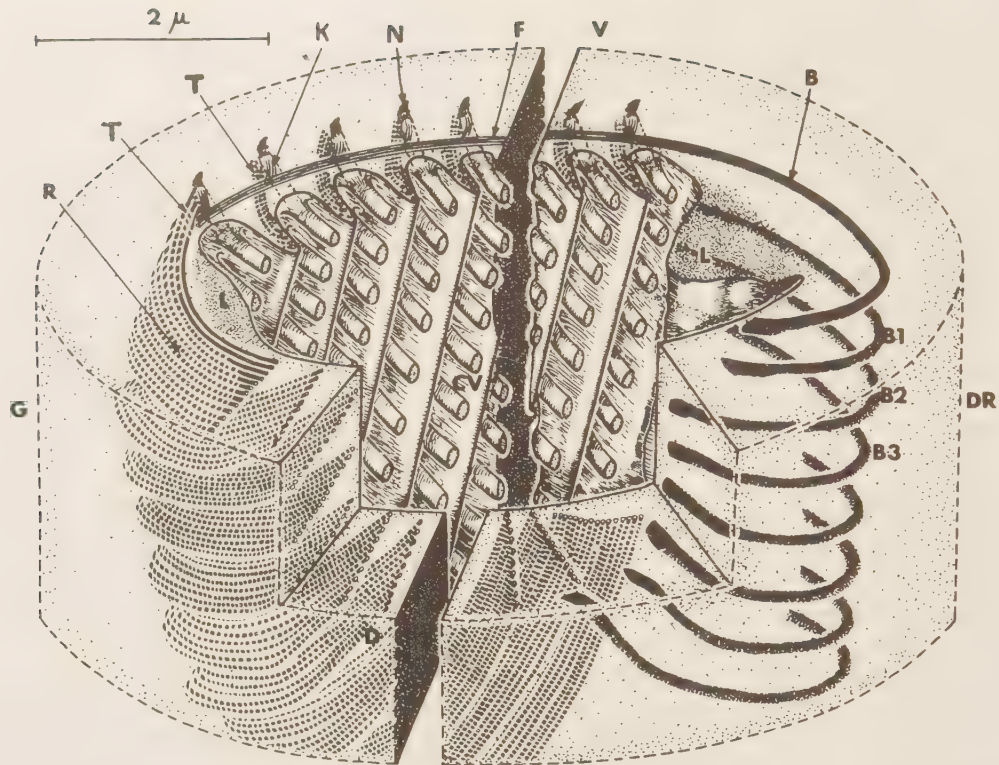


FIG. 81. — Schéma de l'organisation du vestibule de *Paraisotricha colpoidea* dans sa partie moyenne.

B, B1, B2, B3 : baguettes semi-circulaires; CV : cinéties vestibulaires; D : face dorsale; DR : côté droit; F : fibre formée par la réunion des cinétodesmes, et donnant naissance à B; G : côté gauche; K : cinétosome; L : expansion ectoplasmique à structure homogène; N : némadosome; R : rideau de tubules; T : fibres transverses; V : face ventrale.

ce qui nous a permis de mener en parallèle leur étude.

L'ultrastructure du vestibule de *P. colpoidea* a fait l'objet d'une de nos publications (1963 c), dans laquelle nous avons donné deux schémas, l'une d'une coupe longitudinale, l'autre d'une portion moyenne de ce vestibule. Il nous paraît utile de redonner ici l'un de ces schémas (fig. 81). Les cinéties de la lèvre ventrale s'enfoncent selon un trajet hélicoïdal vers la gauche du vestibule (Pl. XXVII, fig. 1). Nous n'avons jamais trouvé les deux lignes de cinétosomes (dont une seule est ciliée) caractéristiques d'une membrane ondulante, même dans les coupes transversales les plus antérieures (Pl. XV, fig. 3), ce qui confirme ce que nous avons avancé, à propos de l'étude de la morphogénèse, sur la place, justifiée, des *Paraisotrichidae* dans l'ordre des Trichostomes. La partie non ciliée du vestibule mérite une atten-

tion particulière. Dans la partie antérieure, en-dessous du champ frontal de cinéties apicales, la paroi dorsale du vestibule forme des replis profonds, bordés par des rideaux de tubules qui lui sont perpendiculaires, et par la limite ecto-endoplasmique microfibrillaire (Pl. XXVII, fig. 2). Plus loin, et jusqu'au fond du vestibule (Pl. XXVII, fig. 1), on retrouve les rideaux de tubules, en-dessous desquels des baguettes transversales, opaques aux électrons, forment une armature. Plus profondément dans le cytoplasme, quelques némadosomes accompagnent le vestibule (Pl. XXIV, fig. 4). Des coupes transversales nous permettent de préciser l'origine des rideaux et des baguettes.

Les rideaux de tubules sont formés par les fibres transverses issues de la partie gauche des cinétosomes de la dernière cinétie gauche (fig. 81). Ils font le tour de la paroi du côté gauche, et remontent vers l'ouverture du vesti-

bule en se plaçant perpendiculairement à la paroi (Pl. XXVII, fig. 3; Pl. XXIX, fig. 2). Sur la partie dorsale gauche de la zone non ciliée, un sillon coupe les rideaux (Pl. XXVII, fig. 3) en deux parties qui semblent s'affronter; c'est lui que WOLSKA (1964 c) a sans doute interprété comme une fibre longitudinale; c'est à partir de cette gouttière creusée dans la paroi vestibulaire que va se former le très court cytopharynx.

Les baguettes sont également issues des cinétosomes des cils vestibulaires, et elles contournent le vestibulum par la droite, venant s'adosser aux rideaux de tubules (Pl. XXVII, fig. 1; Pl. XXIV, fig. 4); d'abord transversales, elles remontent légèrement ensuite vers l'avant de la cellule (fig. 81). Leur structure fine est difficilement décelable. Par contre leur origine peut être déterminée. D'après la figure 1 de la planche XII, et la figure 4 de la planche XXVII, on voit que les baguettes sont en relation avec les cinétosomes des cils vestibulaires. Sur la figure 1 de la planche XXVIII (détail de la figure 1 de la planche XII), elles apparaissent formées par plusieurs fibres anastomosées, et elles deviennent plus épaisses dès qu'elles quittent la zone ciliée. Remarquons que cette figure montre seulement quelques cinéties vestibulaires, dont la partie antérieure se dirige vers l'extrémité postérieure du Cilié; il ne faut pas confondre les microfibrilles qui appartiennent à la limite ecto-endoplasmique et qui semblent parfois reliées à la face postérieure des cinétosomes, avec les fibres qui forment les baguettes et qui semblent issues de la face antérieure droite des cinétosomes, ce qui indiquerait qu'elles sont formées par le cinétodesme. Or, une autre coupe longitudinale des cinéties vestibulaires (Pl. XXVIII, fig. 2) nous montre que le cinétodesme, s'il est bien en position antérieure droite par rapport au cinétosome, se courbe vers la droite des cinéties, et vient former une partie de la baguette la plus proche. Ainsi, une baguette est constituée par la réunion des cinétodesmes appartenant aux cils vestibulaires situés dans un même plan transversal; autrement dit, chaque baguette, perpendiculaire aux cinéties, reçoit une partie constituante d'un seul cil de chaque cinétie vestibulaire; la baguette est toujours située à l'avant des cils qui lui donnent naissance, si on

considère le sens des cinéties vestibulaires, inverse de celui des cinéties somatiques, ou bien à l'arrière, si on considère l'orientation du Cilié. Il y a donc, en principe, autant de baguettes autour du vestibule qu'il y a de cils dans une cinétie vestibulaire. Les parois latérales nues du vestibule sont épaissies en des lèvres à cytoplasme relativement homogène (Pl. XXVII, fig. 1).

Cytostome et cytopharynx : dans le fond du vestibule, les cinéties s'interrompent, et le diamètre de la lumière se rétrécit. La paroi, creusée par un sillon (Pl. XXVII, fig. 3), n'est plus garnie que de rideaux de tubules, et elle se referme sur elle-même. A la sortie du cytopharynx très court se forment les vacuoles digestives (Pl. XXVIII, fig. 3). Notons enfin que le cytoplasme situé entre les rideaux de tubules contient de nombreuses vésicules qui font penser à un phagoplasme (Pl. XXVII, fig. 3).

Il y a donc, dans le vestibule des *Paraisotrichidae*, des éléments déjà trouvés chez les *Isotrichidae*, à savoir : les rideaux de tubules, le cinétodesme formant armature (comme chez *Dasytricha*). *Paraisotricha* se rapproche donc plus de *Dasytricha* que d'*Isotricha*.

d) *Blepharocorys uncinata* :

Le vestibule est cilié seulement sur la face dorsale gauche, par 6 à 10 cinéties qui s'enfoncent selon un trajet hélicoïdal (Pl. XXIX, fig. 1). Nous avons vu que les cils vestibulaires donnent naissance, à leur base, à des fibres réticulées qui contournent le vestibule sur sa gauche, et renforcent la paroi non ciliée (Pl. XXIX, fig. 3). En même temps, des rideaux de tubules (de 200 Å de diamètre), issus des cils vestibulaires, contournent le vestibule du côté droit, et viennent se placer plus ou moins obliquement par rapport à la paroi, en s'insinuant dans les fibres réticulées (Pl. XXVIII, fig. 4). Au fond du vestibule, les cinéties s'interrompent, et la paroi non ciliée se referme sur elle-même, formant le cytopharynx uniquement entouré de rideaux de tubules. Le cytoplasme présente l'aspect d'un phagoplasme à vésicules autour du cytopharynx.

Ainsi, les éléments de l'ultrastructure du vestibule de *Blepharocorys uncinata* rappellent, par leur disposition, sinon par leur struc-

ture, ceux du vestibule des *Paraisotrichidae* et de *Dasytricha*; d'un côté, des rideaux de tubules entourent le vestibule, de l'autre, des fibres réticulées, les deux éléments se retrouvent mêlés dans la paroi nue. Cependant, les fibres réticulées rappellent celles de la base des *peniculus* de *Paramecium aurelia* décrites par SCHNEIDER (1964).

4°) Appareil digestif de *Cycloposthium bipalmatum* :

Nous connaissons la constitution de l'appareil digestif de *Cycloposthium hydrochaeri* étudié en microscopie photonique par HOLLANDE et BATISSE (1959), et quelques particularités de l'ultrastructure de celui de *Cycloposthium bipalmatum* décrites par NOIROT-TIMOTHÉE (1960). L'appareil digestif de ce Cilié est bâti sur le même type que celui de *C. hydrochaeri* et que celui des *Ophryoscolecidae*. Ce que HOLLANDE et BATISSE appellent « nasse pharyngienne », NOIROT-TIMOTHÉE l'appelle « œsophage »; nous considérons qu'il faut distinguer, à l'entrée de l'appareil digestif, un cytostome (ouvert dans un infundibulum), auquel fait suite un cytopharynx.

a) *L'infundibulum* est constitué par la cavité qui entoure le ciliophore, cavité dans laquelle il peut se rétracter. Il n'appartient donc pas exactement à l'appareil digestif. Il comprend, ventralement, une paroi découpée en lamelles dans lesquelles quelques cils envoient de nombreux tubules de 200 Å de diamètre (Pl. I, fig. 4; Pl. III, fig. 2; Pl. XXIX, fig. 4).

b) *Le cytostome* s'ouvre ventralement au sommet du ciliophore, puis s'enfonce obliquement vers la partie dorsale de la cellule (Pl. XXX, fig. 4). Lorsque le ciliophore est invaginé, il est rare que l'on retrouve cette ouverture apicale sur les coupes, et il semble que le cytostome est dorsal par rapport au ciliophore, alors que l'on est déjà au niveau du cytopharynx (Pl. XXX, fig. 1). Cependant quelquefois, la partie antérieure de ce pharynx est visible même lorsque le ciliophore est invaginé (Pl. XXX, fig. 2). La paroi du cytostome est garnie de rideaux de tubules de 200 Å de diamètre (Pl. XXIX, fig. 5 et 6; Pl. XXXI,

fig. 1), issus des cils du ciliophore voisins de l'ouverture.

c) *Le cytopharynx*, qui fait suite au cytostome, est enveloppé de némadesmes issus de la base des cinétosomes du ciliophore (Pl. XXX, fig. 1, 2 et 4). Les némadesmes les plus externes constituent la paroi cytopharyngienne; les autres, inclus dans le cytoplasme pharyngien, sont plus courts. Le cytopharynx, dans sa partie antérieure, est très évasé; puis son diamètre diminue (Pl. XXX, fig. 1); il s'élargit ensuite pour constituer la nasse pharyngienne, dont la limite, très nette dorsalement, où elle est accolée au macronoyau, l'est moins ventralement (Pl. XXX, fig. 1). La paroi du pharynx est formée, comme l'a montré NOIROT-TIMOTHÉE (1960) par des némadesmes disposés en lamelles (Pl. XXXI, fig. 4) constituées chacune par des paquets de tubules groupés par 3 ou par 5 sur deux rangs; à l'intérieur de la lamelle on retrouve des traces de la limite ecto-endoplasmique de la cellule (Pl. XXXI, fig. 2). Le cytoplasme contenu dans le cytopharynx est souvent vésiculeux, identique au phagoplasme des autres Ciliés (Pl. XXX, fig. 3).

Chez les *Ophryoscolecidae*, en particulier dans les petites espèces, les cils de la zone adorale peuvent pénétrer profondément dans le système digestif, qui possède alors une sorte de vestibule (Pl. XXXI, fig. 3). Les rideaux de tubules accompagnent l'invagination. Cette partie de l'appareil digestif ressemble alors tout à fait aux coupes de vestibule trouvées chez les Trichostomes. Or, NOIROT-TIMOTHÉE a montré une coupe [Pl. X, fig. 1, (1960)], qu'elle situe au niveau de l'infundibulum. Il semblerait au contraire que les cils sont présents dans une portion de l'appareil digestif bien postérieure à l'infundibulum.

CONCLUSION

Nous avons, tout au long de l'étude de l'ultrastructure, comparé les éléments cellulaires des Ciliés endocommensaux du tube digestif des Ruminants et des Equidés, avec ceux de Ciliés libres. En ce qui concerne plus particulièrement le système fibrillaire, nous pouvons

distinguer trois sortes de fibres [NOIROT-TIMOTHÉ (1961)] [ROTH et SHIGENAKA (1964 a)] [DE PUYTORAC (1965 b)] :

1°) Les microfibrilles forment soit la limite ecto-endoplasmique des Gymnostomes, des Trichostomes et des Astomes, soit les myonèmes, et peuvent également constituer le matorium et les sphincters. Nous pensons qu'elles sont contractiles.

2°) Les fibres à structure périodique que nous avons observées sont uniquement des cinétodesmes, connus chez de nombreux Ciliés, mais qui ne forment que très rarement une armature squelettique; chez *Metaradiophrya* [DE PUYTORAC (1959 et 1961 a)] les cinétodesmes des cils d'une même cinétie, réunis, s'épaississent en une baguette du cytosquelette; ceci n'a pas été retrouvé ailleurs que chez les Astomes. Chez *Dasytricha* et *Paraisotricha* cependant, le cinétodesme forme des baguettes de soutien autour de la paroi vestibulaire non ciliée; il est important de signaler que le cinétodesme est alors perpendiculaire à la direction des cinéties.

3°) Les tubules, de 200 Å de diamètre environ, sont universellement connus chez tous les Protozoaires Ciliés, où ils forment les fibres annexes des cinétosomes, les fibres sous-pelluculaires, les fibres entourant les canaux des vacuoles contractiles et du cytoprocte. Au niveau de l'appareil digestif, ils sont associés en rideaux perpendiculaires à la paroi vestibulaire, cytostomienne et cytopharyngienne; ils peuvent aussi constituer des némadesmes, formant une armature plus ou moins organisée autour du cytopharynx. C'est ainsi que némadesmes et rideaux associés à l'appareil digestif ont été décrits chez des *Gymnostomes* : *Chlamydodon pedarius* [KANEDA (1962)], *Prorodon viridis* [DE PUYTORAC (1964)], *Plagiocampa*

ovata [FAURÉ-FRÉMIET et ANDRÉ (1956 b)]; *Holophrya* [DE PUYTORAC (1965 a)]; chez des Trichostomes : *Tillina prestans* [FAURÉ-FRÉMIET et ANDRÉ (1965 a)]; chez des Hyménostomes : *Frontonia leucas* [KENNEDY (1965)]; chez des Hétérotriches : *Spirostomum ambiguum* [DANIEL et MATTERN (1965)]. Les némadesmes seuls, formant une armature autour du système digestif, ont été trouvés chez les Gymnostomes *Nassula* et *Coleps* [FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY (1957)], chez le Gymnostome *Leptopharynx costatus* [PRELLE (1965)]. Les rideaux de tubules, non accompagnés de némadesmes, ont été signalés chez l'Hétérotriche *Stentor polymorphus* [RANDALL et JACKSON (1958)], et chez les Hyménostomes *Paramecium multimicronucleatum* [PITELKA (1963 et 1964)], et *Ophryoglena bacterocaryon* [ROQUE, DE PUYTORAC et SAVOIE (1965)]. Enfin, on connaît des némadesmes chez des Flagellés tels que *Peranema* [ROTH (1959)] et *Entosiphon* (MIGNOT (1963)).

En ce qui concerne l'appareil digestif, il faut remarquer que les parties non ciliées de celui-ci sont toujours accompagnées de rideaux de tubules, et souvent soutenues par des éléments fibrillaires (baguettes ou fibres réticulées). Les autres éléments cellulaires sont identiques chez les Ciliés libres et chez les Ciliés endocommensaux, à l'exception des mitochondries qui, chez ces derniers, ne possèdent pas de membrane interne ni de crêtes, ce qui paraît en relation avec le mode de vie anaérobie.

Nous pouvons donc conclure de cette étude au microscope électronique que les mêmes éléments ultrastructuraux se retrouvent aussi bien chez les Ciliés libres que chez les Ciliés endo-commensaux, et aussi bien chez les Ciliés primitifs que chez les Ciliés considérés comme évolués.

CONSIDÉRATIONS SUR LA PHYLOGÉNIE DES HOLOTRICHES GYMNOSTOMES ET TRICHOSTOMES ENDOCOMMENSAUX

Nous avons envisagé, dans cette étude, la morphologie, la morphogénèse et l'ultrastructure des Ciliés endocommensaux.

A) LES GYMNOSTOMES ENDOCOMMENSAUX DE L'INTESTIN DU CHEVAL

Le premier, STRELKOW (1939) indique que, dans la famille des *Buetschliidae*, l'évolution consiste en une régression de la ciliature somatique des individus. *Alloiozona trizona* serait donc, parmi les trois espèces que nous avons étudiées, la plus primitive, et *Polymorpha ampulla* la plus évoluée.

1°) Rapports entre *Alloiozona* et *Didesmis quadrata* :

L'étude morphologique nous a appris que *D. quadrata* présente un sillon longitudinal ventral qui n'existe pas chez les autres *Buetschliidae*; la cellule est aplatie dorso-ventralement, contrairement aux autres espèces, dont les sections transversales sont circulaires. Il semble donc que *D. quadrata* soit une exception (avec *D. ovalis*) dans la famille des *Buetschliidae*. Si on admet l'hypothèse de l'évolution régressive de STRELKOW, *D. quadrata*, qui ne possède que deux anneaux ciliés, est plus évolué que *A. trizona*. On devrait donc retrouver, lors de la morphogénèse de *D. quadrata*, un stade rappelant l'adulte de *A. trizona*. Or, effectivement, au début de la division, il appa-

raît à l'équateur de la cellule une troisième zone ciliée, rappelant l'anneau cilié moyen d'*A. trizona*. L'étude de l'ultrastructure nous montre que l'armature pharyngienne de némademes est beaucoup plus simple chez *D. quadrata* que chez *A. trizona*, puisque ces némademes y sont moins nombreux et tous de petite taille.

2°) Rapports entre *Polymorpha ampulla* et *Alloiozona trizona* :

P. ampulla est plus petit que *A. trizona*, et il ne possède que deux zones ciliées, la postérieure étant très réduite. Alors que les cinéties sus-concrétionnaires sont séparées de la ciliature de l'anneau antérieur chez *A. trizona*, elles sont incorporées à celles-ci chez *P. ampulla*. On retrouve, dans les processus de la morphogénèse de *P. ampulla*, des stades à trois zones ciliées qui rappellent l'adulte d'*A. trizona*. Mais si, chez ce dernier, il existe encore des cinétosomes non cilifères dans les parties nues, chez *P. ampulla*, ils disparaissent rapidement. L'armature pharyngienne ne comporte, chez *P. ampulla*, que deux sortes de némademes, moins abondants et moins ordonnés que ceux d'*A. trizona*. Il résulte de cette comparaison que *P. ampulla* est plus évolué que *A. trizona*.

3°) Les lignées évolutives dans la famille des *Buetschliidae* :

D. quadrata et *D. ovalis* sont séparés des autres espèces par l'aplatissement de la cellule et par la présence d'un caryophore. Ils appartiennent sans doute à une lignée différente de



FIG. 82. — Evolution possible dans la famille des Buetschliidae.

celle qui conduit aux autres espèces de la famille, la séparation entre les deux lignées ayant lieu à un stade précédant l'apparition de *P. ampulla*, ce dernier étant plus évolué, puisqu'à ciliature postérieure réduite. Il est possible que la divergence des deux lignées se soit produite, soit à partir d'une forme intermédiaire entre *P. ampulla* et *A. trizona*, soit à partir d'une souche commune de Gymnostomes entièrement ciliés et possédant des concrétions calciques (fig. 82).

4°) La place des Buetschliidae dans l'ordre des Gymnostomatida :

L'ordre des Gymnostomatida est encore actuellement divisé en deux sous-ordres, *Rhabdophorina* et *Cyrtophorina*, que FAURÉ-FRÉMIET (1961 a) définit comme suit : « Les *Rhabdophorina* se caractérisent par la présence, au-dessous de la zone buccale, de trichocystes toxiques disposés en faisceaux irréguliers qui marquent le lieu d'ingestion sans constituer un organe défini ». « Les *Cyrtophorina* sont caractérisés par une armature pharyngienne en forme de nasse (Reuse, pharyngeal basket) plongeant dans le cytoplasme au-dessous de l'aire buccale; cet organite tubulaire est constitué par un ensemble ordonné de... némadosomes ». Ces némadosomes sont reliés entre eux par un anneau fibreux continu. Or il existe, parmi les Gymnostomes libres, un certain nombre de formes possédant une armature pharyngienne de némadosomes différente de la nasse véritable des *Nassulidae*, *Paranassulidae* [FAURÉ-FRÉMIET (1962 c)] et *Chlamydodontidae* [KANEDA (1962)]. Ainsi, chez *Holophrya* [DE PUYTORAC (1965 a)], les némadosomes sont groupés par deux, chaque paire étant isolée de ses voisines. Chez *Prorodon viridis* [DE PUYTORAC (1964)], les némadosomes, associés également par paires, sont reliés par « un anneau fibreux lâche et bien moins solidement différencié que celui des *Paranassula* ». Chez *Plagiocampa ovata* [FAURÉ-FRÉMIET et ANDRÉ (1965 b)], les némadosomes « ne sont pas groupés en un faisceau tubulaire par l'intermédiaire d'un anneau buccal et ne forment pas une nasse exactement comparable à celle des *Cyrtophorina* proprement dits ». D'autre part, certaines de ces formes libres à nasse ou à « pseudo-nasse » possèdent également des trichocystes. Il faut, à ce sujet, faire une distinction entre les trichocystes toxiques (toxicystes) et les trichocystes mucifères (et fusiformes). Ainsi, les deux types existent chez *Dileptus*, Gymnostome à pseudo-nasse [FAURÉ-FRÉMIET (1961 b), DRAGESCO, AUDERSET et BAUMANN (1965)]. D'autres genres, tel *Prorodon*, ont à la fois une nasse presque réalisée et des toxicystes. Enfin, d'autres Gymnostomes, ne présentant que des trichocystes mucifères, possèdent, soit une ébauche de nasse (*Holophrya*), soit une nasse véritable, comme c'est le cas chez *Paranassula* et *Leptopharynx* [PRELLE (1965)].

Il est donc logique de penser que l'ordre des Gymnostomatida ne contient pas seulement deux lignées évolutives, mais que plusieurs phylums se sont différenciés à partir de formes primitives possédant à la fois toxicystes, trichocystes mucifères et némadosomes. Suivant les genres, il y a eu un développement prépondérant d'un seul de ces éléments, ou de deux, ou des trois à la fois, ce qui a déterminé des lignées différentes (fig. 83).



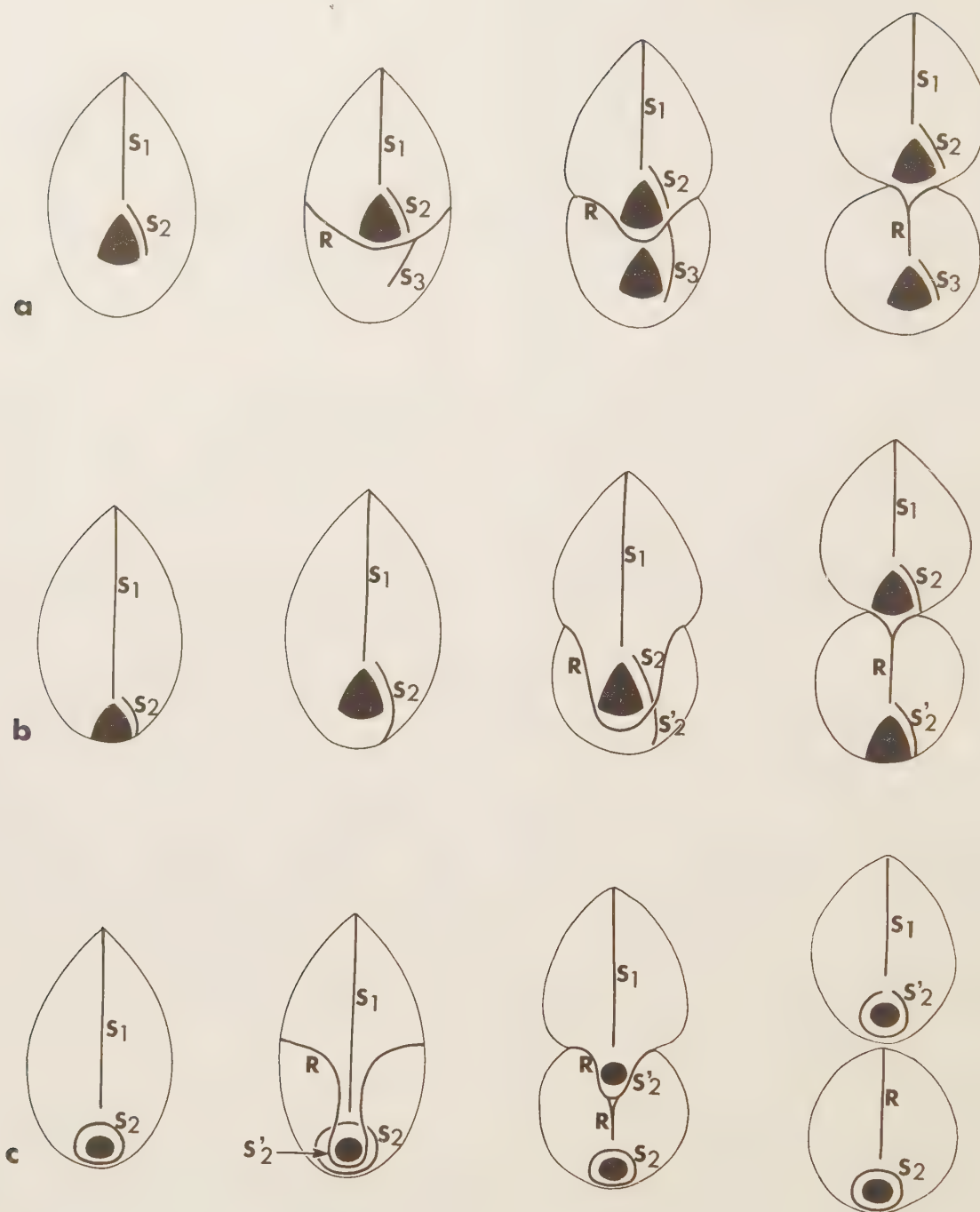


FIG. 84. — Tableau comparatif des processus de la morphogénèse chez :
a) *Isotricha intestinalis*; b) *I. prostoma*; c) *Dasytricha ruminantium*.
Explication des lettres dans le texte.

que la partie non ciliée du vestibule contient des rideaux de tubules perpendiculaires à la paroi, ce qui se trouve également dans le bourrelet non cilié du vestibule des *Isotricha*; en outre, le cinétodesme forme, chez *Dasytricha*, une armature vestibulaire semi-circulaire, absente chez *Isotricha*. *D. hukuokaensis* possède un vestibule ouvert latéralement sur la face ventrale, ce qui le fait ressembler à *I. intestinalis*, mais il ne possède pas de caryophore, et il n'a qu'une seule vacuole contractile.

Les deux espèces de *Dasytricha* constituent donc une lignée évolutive différente de celle des *Isotricha*, ces deux lignées étant issues de formes prostomiennes, et ayant évolué par un recul du vestibule vers l'arrière. Ainsi, *D. hukuokaensis* aurait un degré d'évolution identique à celui de *I. intestinalis*, et *D. ruminantium*, un degré équivalent à celui de *I. prostoma* (fig. 85). L'étude comparative des phénomènes de la morphogénèse (fig. 84) montre que la ligne de sécance S'2 est formée uniquement par R, et que, comme chez *I. prostoma*, l'apparition d'une deuxième ligne de sécance (S3 de *I. intestinalis*) est supprimée. Il serait intéressant de connaître le processus de la morphogénèse chez *D. hukuokaensis*, et de voir s'il est comparable à celui décrit chez *I. intestinalis*.

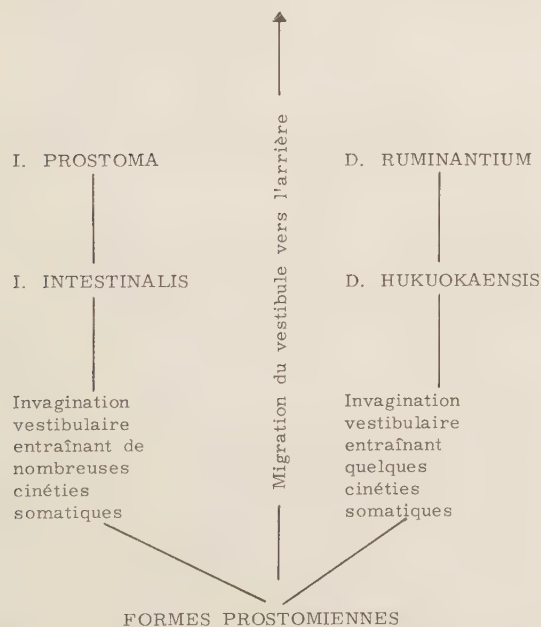


FIG. 85. — Evolution possible dans la famille des *Isotrichidae*.

II. — La famille des *Paraisotrichidae* :

1°) Les deux espèces du genre *Paraisotricha* ont une organisation générale et une morphogénèse identiques.

Il faut donc s'attendre à ce que l'étude de l'ultrastructure de *Rhizotricha beckeri* mette en évidence des éléments comparables à ceux des *Paraisotricha*. La famille des *Paraisotrichidae* forme un ensemble bien défini, et appartient à l'ordre des *Trichostomatida*, mais elle est très différente de la famille des *Isotrichidae*.

2°) Rapports entre *Isotrichidae* et *Paraisotrichidae* :

Morphologiquement, les deux familles présentent des individus très différents : le vestibule, postérieur chez les *Isotrichidae*, est antérieur et légèrement déporté sur la face ventrale (pleurostomien) chez les *Paraisotrichidae*. Ces derniers possèdent une vacuole à concrétions calciques, et une seule vacuole contractile, alors que les *Isotrichidae* n'ont pas de concrétions minérales, et ont, soit plusieurs vacuoles contractiles (*Isotricha*), soit une seule (*Dasytricha*).

L'étude de la morphogénèse nous a permis de constater également des différences entre les représentants des deux familles : les cinéties vestibulaires sont formées uniquement par les extrémités d'une partie des cinéties somatiques chez les *Isotrichidae*, alors que chez les *Paraisotrichidae*, aux extrémités des cinéties somatiques s'ajoutent de nombreuses cinéties interstitielles nées par élinéation. Le vestibule de *Paraisotricha* est cilié sur la moitié seulement, comme chez *Dasytricha ruminantium*. Les deux familles, bien que réalisant des modes de stomatogénèse différents, doivent être placées dans l'ordre des *Trichostomes*.

L'étude de l'ultrastructure nous a appris qu'il existe, autour du vestibule des *Isotricha*, une armature importante de némademes, alors que celle-ci est réduite chez *Dasytricha* et *Paraisotricha*. La paroi non ciliée du vestibule, limitée au bourrelet longitudinal chez *Isotricha*, contient uniquement des rideaux de tubules issus des cinétosomes des cils vestibulaires. Par

contre, chez *Dasytricha* et *Paraisotricha*, cette partie nue, plus importante, contient, outre les rideaux de tubules, une armature sous-jacente de baguettes transversales d'origine cinétodermienne.

Isotrichidae et *Paraisotrichidae* appartiennent donc à deux lignées évolutives différentes, dans lesquelles la migration du vestibule vers l'arrière ne s'est pas faite à la même vitesse. La réduction de la ciliature vestibulaire et l'apparition de baguettes transversales de soutien des parties nues indique que, dans les deux lignées, le vestibule a atteint le même degré d'organisation. La séparation des deux lignées s'est produite, à partir de formes prostomiennes (Gymnostomes sans doute), par l'apparition de concrétions calciques. On peut donc supposer que les *Paraisotrichidae* dérivent des *Buetschliidae* primitifs, ou du moins de formes qui leur ont donné naissance. Dans la famille des *Paraisotrichidae*, la réduction de la ciliature somatique et de la taille aurait conduit successivement, à partir de *P. colpoidea*, à *P. minuta*, puis à *R. beckeri* (fig. 87).

III. — Trichostomes libres et Trichostomes endocommensaux :

Les processus de la morphogénèse décrits chez les Trichostomes commensaux n'atteignent pas la complexité de ceux des *Colpodidae*, considérés comme les Trichostomes les plus évolués. Ils sont différents dans les deux familles étudiées; chez les *Paraisotrichidae*, la division est équatoriale, comme chez *Plagiopyla*, mais avec réduction de la ciliature vestibulaire, ce qui est une marque d'évolution régressive. Chez les *Isotrichidae*, la division n'est plus équatoriale, et le vestibule a migré beaucoup plus loin que chez les formes évoluées des *Colpodidae*; cependant la morphogénèse ne montre jamais de différenciation d'un champ buccal à partir de cinéties somatiques comme chez *Colpoda cucullus* [TUFFRAU (1952)], ni de champ de cinétosomes désorganisés comme chez *Woodruffia metabolica* [PRELLE (1963)]. La lignée des *Isotrichidae* est donc différente de celle des *Colpodidae*, bien qu'ayant atteint, par la position du vestibule, un degré d'évolution assez élevé dans l'ordre des Trichostomes.

IV. — Gymnostomes et Trichostomes :

L'étude de l'ultrastructure des Trichostomes libres révèle que les éléments cellulaires sont comparables à ceux de nombreux Gymnostomes. FAURÉ-FRÉMIET et ANDRÉ (1965 a) montrent que, chez *Tillina prestans*, le cytopharynx est entouré de rideaux de tubules et de néma-desmes, ce que nous avons retrouvé chez les Trichostomes endocommensaux (*Isotricha*, *Dasytricha*, *Paraisotricha*, *Balantidium*). Ceci confirme l'hypothèse de FAURÉ-FRÉMIET et ANDRÉ (1965 a) selon laquelle les Trichostomes et les Gymnostomes se seraient séparés à partir d'une souche commune de Ciliés prostomiens, et auraient évolué dans des directions différentes, tout en conservant des caractères communs. Il faut pourtant remarquer que, chez les Trichostomes endocommensaux (les données manquent pour les Trichostomes libres), les parties non ciliées du vestibule ont une structure analogue à celle de la paroi cytopharyngienne des Gymnostomes et des Trichostomes, à savoir qu'il s'y trouve à la fois des rideaux de tubules perpendiculaires à la paroi et des néma-desmes. Autrement dit, le vestibule comprend une partie ciliée qui résulte de l'invagination, par croissance allométrique des cinéties somatiques, de la paroi externe de la cellule, et une partie nue à structure de cytopharynx, réduite chez *Isotricha*, plus développée chez les autres espèces. Ainsi, à partir d'un groupe de Gymnostomes typiques possédant des néma-desmes, l'évolution aurait consisté en une invagination de certaines cinéties somatiques repoussant devant elles la partie correspondante du cytopharynx, alors que, là où les cinéties somatiques ne sont pas invaginées, le cytopharynx continue à affleurer à la surface de la cellule. Le vestibule d'un *Paraisotricha* par exemple serait donc composé par : un demi-vestibule + un demi-cytopharynx (fig. 86). Le terme de cytostome, s'il conserve toute sa valeur pour désigner l'entrée du cytopharynx chez les Gymnostomes, définit par contre une zone mal délimitée, oblique, et très large, chez les Trichostomes. On pourrait donc éliminer ce terme lorsqu'on décrit le système digestif de ces derniers, mais il faut attendre de connaître l'ultrastructure de nombreux Trichostomes libres pour savoir si son emploi peut ou

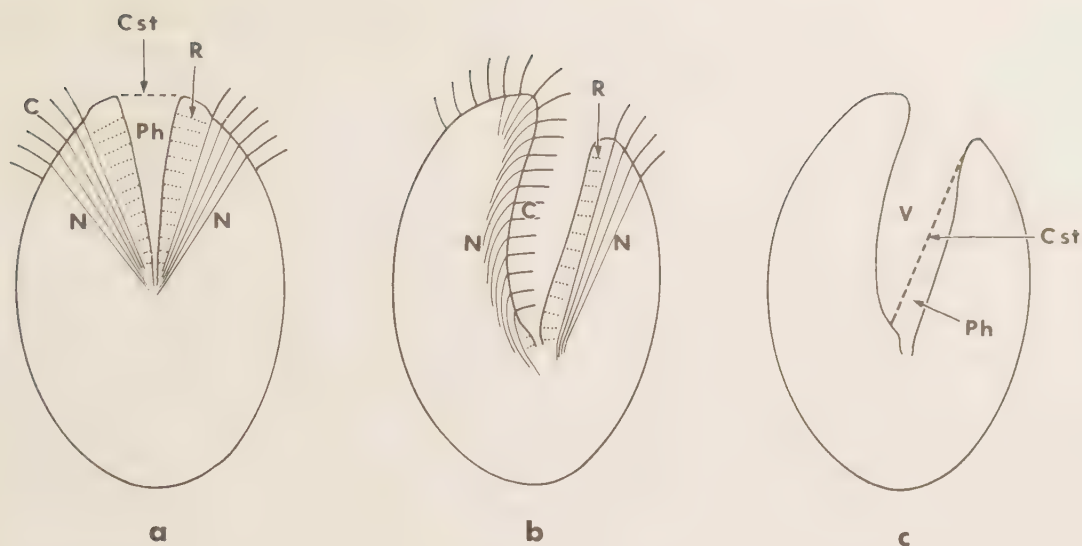


FIG. 86. — Schéma permettant de comparer l'organisation de l'appareil digestif chez :
a) un Gymnostome (de type *Alloiozona*); b et c) un Trichostome (de type *Paraisotricha*).

C : cils; Cst : cytostome; N : némademes; Ph : cytopharynx; R : rideaux de tubules; V : vestibule.

non se justifier. Chez *Isotricha* et *Dasytricha*, au fond du vestibule, la paroi nue de ce dernier envahit toute la surface de la cavité et forme alors un cytopharynx fermé véritable. Mais chez *Paraisotricha*, ce cytopharynx fermé n'existe pratiquement pas (Pl. XXVIII, fig. 3).

C) LA FAMILLE DES BLEPHAROCORYTHIDAE

Cette famille s'éloigne des autres Trichostomes endocommensaux par un certain nombre de caractères, en particulier par le système de fibres réticulées entourant le vestibule. Ceci rappelle les observations faites chez les Hyménostomes (*Paramecium*) par SCHNEIDER (1964), et chez les Pérित्रiches (*Epistylis anastatica*) par FAURÉ-FRÉMIET, FAVARD et CARASSO (1962). Mais là encore nous retrouvons dans la paroi non ciliée du vestibule des rideaux de tubules analogues à ceux des Gymnostomes et des autres Trichostomes. Nous ne saurons cependant pas quelle est la place exacte des *Blepharocorythidae* tant que l'étude de la morphogénèse n'aura pas été faite.

D) LA FAMILLE DES CYCLOPOSTHIIDAE

Il est à prévoir que les espèces autres que *Cycloposthium bipalmatum* ont une structure comparable et possèdent, comme les *Ophryoscolecidae*, autour du cytostome et du cytopharynx, des rideaux de tubules et des némademes formant la paroi de la nasse pharyngienne.

E) LE SYSTEME DIGESTIF DES CILIES

NOIROT-TIMOTHÉE (1960) pense que les rideaux de tubules sont caractéristiques du cytostome de tous les Ciliés. Or nous savons que, chez les Trichostomes endocommensaux, le cytostome est mal défini. On peut donc penser logiquement que les rideaux de tubules caractérisent plutôt le cytopharynx de tous les Ciliés. Il faudra pourtant étudier encore de nombreux Infusoires avant de conclure à l'universalité de cette structure chez les Ciliés. Les rideaux ont un rôle inconnu, de soutien probablement. Les némademes forment une armature autour du

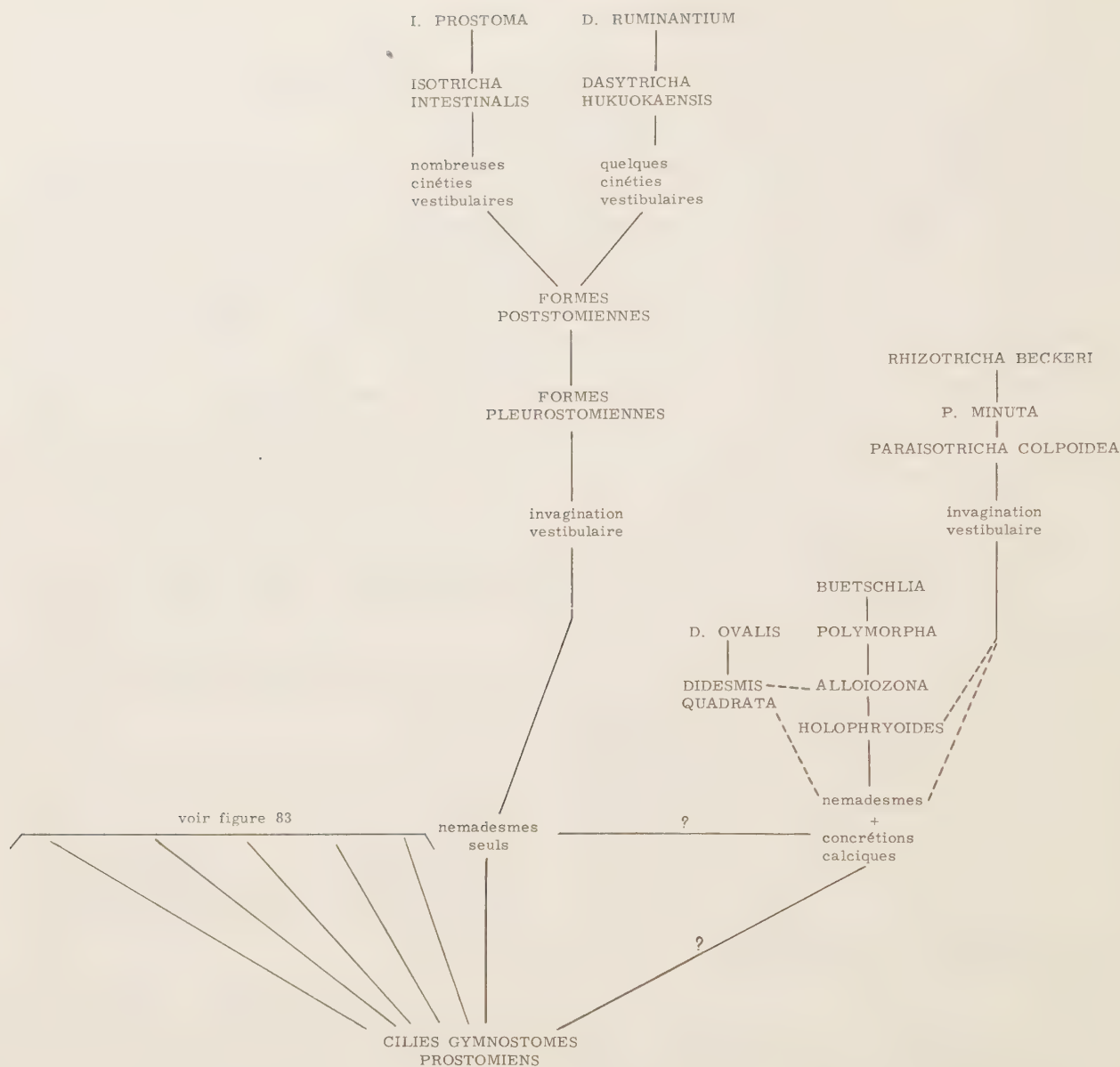


FIG. 87. — Evolution possible chez les Ciliés Holotriches commensaux des Ruminants et des Equidés.

cytopharynx des Gymnostomes, et autour de la paroi non ciliée du vestibule des Trichostomes. Dans les autres ordres de Ciliés, seuls les Entodiniomorphes présentent également des némaesmes en rapport avec le système digestif; par contre, on les rencontre chez certains Flagellés (*Entosiphon*). Nous pensons qu'ils ont un rôle de soutien, et qu'ils sont élastiques, mais non contractiles.

L'organisation du vestibule des *Paraisotricha* et *Dasytricha* atteint un niveau aussi élevé que celle du vestibule des Hyménostomes Péniculiens, car, si *Paraisotricha* et *Dasytricha* possèdent des baguettes transversales cinéto-desmiennes soutenant la paroi nue du vestibule, chez *Paramecium* ce sont les fibres réticulées issues des cinétosomes vestibulaires qui occupent une position analogue à celle des ba-

guettes, de même que chez *Blepharocorys*. Mais là s'arrête la comparaison.

F) CONCLUSION

Notre étude phylogénétique a porté sur des Gymnostomes et sur des Trichostomes endocommensaux que nous avons, à plusieurs reprises, comparés à des Ciliés libres. Il est nécessaire désormais d'étudier la morphogénèse et l'ultrastructure de nombreux autres Ciliés libres et commensaux ou parasites pour établir que certaines structures peuvent être universelles, et pour revoir la phylogénie de ces deux ordres primitifs que sont les Gymnostomes et les Trichostomes.

Il semble admis cependant que, à partir d'un groupe de Ciliés prostomiens de type Gymnostome, il y ait eu une évolution « buissonnante » qui a conduit par des lignées différentes aux divers types de Gymnostomes et de Trichostomes connus jusqu'alors. Chez les Gymnos-

tomes, la diversification s'est faite surtout dans la nature et l'arrangement des éléments de l'armature pharyngienne, en même temps que pouvait se produire une réduction de la ciliature somatique. Chez les Trichostomes, à partir d'un type de Gymnostome prostomien (qui pourrait être une forme identique à *Pseudoprorodon*), il y a eu plusieurs directions d'évolution dans lesquelles les extrémités de tout ou partie des cinéties somatiques se sont invaginées dans un vestibule, celui-ci pouvant ou non migrer sur la face ventrale; le terme le plus évolué en ce qui concerne la différenciation des cinéties somatiques participant à la ciliature du vestibule se trouve chez les *Colpodidae*, et pourrait être à l'origine de certains Hyménostomes; en ce qui concerne la migration du vestibule, c'est chez les *Isotrichidae* que ce phénomène a atteint son maximum. L'ordre des Trichostomes, comme celui des Gymnostomes, est donc polyphylétique, les deux ordres ayant une souche commune.

Nous avons résumé dans un tableau (fig. 87) nos considérations sur la phylogénie des Holotriches endocommensaux du tube digestif des Ruminants et des Equidés.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM R. (1961). — A new ciliate, *Paraisotricha equi* n. sp., from the Indian horse. *Ann. Mag. nat. Hist., G.B.*, **4**, n° 43, p. 445-448.
- ADAM K. M. G. (1951). — The quantity and distribution of the ciliate Protozoa in the large intestine of the horse. *Parasitol.*, **41**, p. 301-311.
- ADAM K. M. G. (1953). — *In vivo* observations on the ciliate Protozoa inhabiting the large intestine of the horse. *J. Gen. Microbiol.*, **9**, p. 376-384.
- ANDRÉ J. et ROUILLER Ch. (1956). — L'ultrastructure de la membrane nucléaire des ovocytes de l'Araignée (*Tegeneria domestica* Clerk). *Proc. Stockolm Cong. Electron. Microsc.*, p. 162.
- BECKER E. R. et HSIUNG T. S. (1929). — The method by which Ruminants acquire their fauna. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **15**, p. 684-690.
- BECKER E. R. et TALBOTT M. (1927). — The protozoan fauna of the rumen and reticulum of american cattle. *Iowa State Col., J. Sci.*, **1**, p. 345-373.
- BRAUNE R. (1914). — Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen. *Arch. f. Protist.*, **32**, p. 110-170.
- BRETSCHNEIDER L. H. (1931). — Beiträge zur Strukturlehre der *Ophryoscoleciden*. *Zool. Anz. Suppl.*, **5** (Verh. Dtsch. Zool. Ges.), p. 324-330.
- BRETSCHNEIDER L. H. (1934). — Beiträge zur Strukturlehre der *Ophryoscoleciden*. II. *Arch. f. Protist.*, **82**, p. 298-330.

- BRETSCHNEIDER L. H. (1950). — Elektronenmikroskopische Untersuchung einiger Ziliaten. *Mikrosk.*, **5**, p. 257-269.
- BRETSCHNEIDER L. H. (1959). — Die submikroskopische Struktur der Pellikula von *Epidinium ecaudatum* (Ophryoscolecidae). *Proc. Acad. Sci. Amst.* (Ser. C), **62**, p. 542-555.
- BRETSCHNEIDER L. H. (1960). — Untersuchung des Peristomapparatus einiger Ophryoscoleciden. *Proc. Acad. Sci. Amst.* (Ser. C), **63**, p. 291-317.
- BRETSCHNEIDER L. H. et VAN VORSTENBOSCH C. J. A. H. V. (1964). — Das Vorkommen von intraplasmatischen und intranuklearen Mikroorganismen in einigen Pansenciliaten. *Kkl. Nederl. Akad. Wetensch. Proc.* (Ser. C), **67**, n° 5, p. 313-319.
- BRUNAUD M. et RAYNAUD P. (1956). — Fistulation permanente du rumen du mouton par la mise en place en une seule opération d'une canule en chlorure de polyvinyle. *Bull. Acad. Vétér.*, **29**, p. 385-391.
- BUISSON J. (1923 a). — Les infusoires ciliés du tube digestif de l'homme et des Mammifères. (Travail du Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris), Paris, Le-grand, 200 p.
- BUISSON J. (1923 b). — Infusoires nouveaux parasites d'Antilopes africaines. *C.R. Soc. Biol.*, **89**, p. 1 217-1 219.
- BUISSON J. (1923 c). — Sur quelques infusoires nouveaux ou peu connus parasites de Mammifères. *Ann. Parasitol.*, **1**, p. 209-246.
- BUISSON J. (1924). — Quelques Infusoires parasites d'Antilopes africaines. *Ann. Parasitol.*, **2**, p. 155-160.
- BUNDLE A. (1895). — Ciliate Infusorien im Coecum des Pferdes. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, **60**, p. 284-350.
- BUTSCHLI O. (1870). — Notiz über das Vorkommen einer dem Amyloid verwandten Substanz in einigen niederen Tiere. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, p. 362.
- BUTSCHLI O. (1880-1889). — Protozoa (in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **1**, Abst. 3).
- CAMPBELL A. S. (1929). — The structure of *Iso-tricha prostoma*. *Arch. f. Protist.*, **66**, p. 331-339.
- CAMPBELL A. S. (1930). — Fission in *Isotricha prostoma*. *Arch. f. Protist.*, **72**, p. 141-146.
- CARASSO N. (1960). — Rôle de l'ergastoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du « paraboloïde » des cellules visuelles. *C.R. Acad. Sci.*, **250**, p. 600-602.
- CARASSO N. et FAVARD P. (1965). — Microtubules fusoriaux dans les micro et macronucleus de Ciliés Péritriches en division. *J. Microsc.*, **4**, n° 3, p. 395-402.
- CERTES A. (1889). — Note sur les microorganismes de la panse des Ruminants. *Bull. Soc. Zool. France*, **14**, p. 70-73, et *J. de Microgr.*, **13**, p. 277-279.
- CHATTON E. et LWOFF A. (1936). — Techniques pour l'étude des Protozoaires. *Bull. Soc. Fr. Micr.*, **5**, p. 25-29.
- CHATTON E. et PÉRARD Ch. (1921). — Les *Nicollellidae*, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans, et le « cycle évolutif » des Ciliés. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **55**, p. 87-151.
- CHOUDHURY A. C., CHOWDHURY A. K et CHATTERJEE T. P. (1961). — A resurvey of rumen ciliates in Indian goats. *Proc. Zool. Soc.*, **13**, n° 1, p. 51-70.
- CLAPARÈDE E. et LACHMANN J. (1858-1861). — Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. *Mém. Inst. Nat. Genève*, **5**, p. 1-260; **6**, p. 261-482; **7**, p. 1-291.
- CODE INTERNATIONAL de Nomenclature Zoologique (1961). — Adopté par le XV^e Congrès International de Zoologie. Publ. Intern. Trust for Zool. Nomen., London.
- COLIN G. (1854). — Traité de physiologie comparée des animaux domestiques. (Baillièrè édit., Paris).
- COLIN G. (1871). — Traité de physiologie comparée des animaux domestiques. (2^e édition, Baillièrè édit., Paris).
- CORLISS J. O. (1956). — On the evolution and systematics of Ciliated Protozoa. *System. Zool.*, **5**, p. 68-140.
- CORLISS J. O. (1961). — *The Ciliated Protozoa*: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. Pergamon Press, London. 310 p.

- CRAWLEY H. (1923). — Evolution in the ciliate family *Ophryoscolecidae*. *Proc. Acad. Sci. Nat., Philadelphia*, **75**, p. 393-412.
- DA CUNHA A.M. (1915). — Sobre os ciliados intestinaes dos mamíferos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **7** (2), p. 139-145.
- DA CUNHA A.M. (1917). — Sobre a presença do *Balantidium* no cavalo. *Brazil Medico*, **31**, p. 337.
- DA CUNHA A.M. et MUNIZ J. (1927). — Trois nouvelles espèces du genre *Cycloposthium*. *C. R. Soc. Biol.*, **96**, p. 494-496.
- DA CUNHA A.M. et MUNIZ J. (1928). — Nouveau cilié, parasite du coecum de *Tapirus americanus*. Description d'un nouveau genre. *C. R. Soc. Biol.*, **98**, p. 631-632.
- DANIEL W.A. et MATTERN C.F.T. (1965). — Some observations on the structure of peristomial membranelle of *Spirostomum ambiguum*. *J. Protozool.*, **12**, p. 14-27.
- DOFLEIN F. et REICHENOV E. (1927-1929). — Lehrbuch der Protozoenkunde... 5th edit., G. FISCHER, Jena, **1**, 262 p.
- DOGIEL V. A. (1923). — Cellulose als Bestandteil des Skelettes bei einigen Infusorien. *Biol. Zentralbl.*, **43**, p. 289-291.
- DOGIEL V. A. (1925). — Neue Parasitische Infusorien aus den Magen des Renntieres (*Rangifer tarandus*). *Arch. Russes Prot.*, **4**, p. 43-65.
- DOGIEL V. A. (1926 a). — Une nouvelle espèce du genre *Blepharocorys*, *B. bovis*, habitant l'estomac du Bœuf. *Ann. Parasitol.*, **4**, n° 1, p. 61-64.
- DOGIEL V. A. (1926 b). — Sur quelques Infusoires nouveaux habitant l'estomac du Dromadaire (*Camelus dromedarius*). *Ann. Parasitol.*, **4**, p. 241-271.
- DOGIEL V. A. (1927). — Monographie der Familie *Ophryoscolecidae*. *Arch. f. Protist.*, **59**, p. 1-288.
- DOGIEL V. A. (1928). — La faune d'Infusoires habitant l'estomac du Buffle et du Dromadaire. *Ann. Parasitol.*, **6**, n° 3, p. 323-338.
- DOGIEL V. A. (1929). — Die sog « Konkrementvakuole » des Infusorien als eine Statocyst betrachtet. *Arch. f. Protist.*, **68**, p. 319-448.
- DOGIEL V. A. (1930). — Die prospektive potenz der Syncaryonderivate an der conjugaison von *Paraisotricha* erläutert. *Arch. f. Protist.*, **70**, p. 497-516.
- DOGIEL V. A. et FEDEROWA T. (1925 a). — A note on the reproduction of *Isotricha (Dasytricha) ruminantium*. *Arch. Russes Prot.*, **4**, p. 75-82 (en russe, avec un résumé anglais).
- DOGIEL V. A. et FEDEROWA T. (1925 b). — Über die Bau und die Funktionen des innern Skeletts der *Ophryoscoleciden*. *Zool. Anz.*, **62**, p. 97-107.
- DRAGESCO J., AUDERSET G. et BAUMANN M. (1965). — Observations sur la structure et la genèse des trichocystes toxiques et des protrichocystes de *Dileptus* (Ciliés Holotriches). *Protistologica*, **1**, n° 2, p. 81-90.
- ELLIOTT A.M. et JIN BAK (1964). — The contractile vacuole and related structures in *Tetrahymena pyriformis*. *J. Protozool.*, **11** (2), p. 250-261.
- FANTHAM H. B. (1921). — Some parasitic Protozoa found in South Africa. *South Afr. J. Sci.*, **18**, p. 164-170.
- FANTHAM H. B. (1922). — Some parasitic Protozoa found in South Africa. *South Afr. J. Sci.*, **19**, p. 332-339.
- FANTHAM H. B. (1926). — Some parasitic Protozoa found in South Africa. *South Afr. J. Sci.*, **23**, p. 560-570.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1949). — Morphologie comparée des Ciliés Holotriches *Trichostomata* et *Hymenostomata*. XIII^e Congrès International de Zoologie, Paris (21-27 juillet 1948).
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1950). — Morphologie comparée des Ciliés Holotriches *Trichostomes*. *Anais Da Acad. Brasil. de Cien., Rio-de-Janeiro*, **22**, n° 3, p. 257-261.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1955). — La position systématique du genre *Balantidium*. *J. Protozool.*, **2**, p. 54-58.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1957). — Concrétions minérales intracytoplasmiques chez les Ciliés. *J. Protozool.*, **4**, p. 96-109.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1961 a). — Les Ciliés *Cyrtophorina* et leur diversification morphologique. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, p. 3 912-3 916.

- FAURÉ-FRÉMIET E. (1961 b). — Le cytoplasme stomo-pharyngien des Ciliés Cyrtophores. *C.R. Acad. Sci.*, **253**, p. 357-362.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1962 a). Le genre *Trimyema* Lackey et les caractéristiques structurales des Ciliés *Trichostomatida*. *J. Protozool.*, **9**, p. 146-149.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1962 b). — Pouvoir lytique et phosphatase acide chez les Ciliés. *C.R. Acad. Sci.*, **254**, p. 2 691-2 693.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1962 c). — Le genre *Paranassula* Kahl (*Ciliata Cyrtophorina*). *Cah. Biol. Mar.*, **3**, p. 61-77.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1963 a). — *Conchostoma longissimum*, n. g., n. sp., cilié Trichostome psammobie. *Cah. Biol. Mar.*, **4**, p. 193-199.
- FAURÉ-FRÉMIET E. (1963 b). Remarques sur la morphologie comparée des Ciliés *Trichostomatida*. *C.R. Acad. Sci.*, **257**, p. 3 089-3 094.
- FAURÉ-FRÉMIET E. et ANDRÉ J. (1965 a). — Etude au microscope électronique de *Tillina prestans* Pénard (Cilié *Trichostomatida*). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **105**, n° 3, p. 345-353.
- FAURÉ-FRÉMIET E. et ANDRÉ J. (1965 b). — L'organisation du Cilié Gymnostome *Plagiocampa ovata* Gelei. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **105**, n° 3, p. 361-367.
- FAURÉ-FRÉMIET E., FAVARD P. et CARASSO N. (1962). — Etude au microscope électronique des ultrastructures d'*Epistylis anastatica* (Cilié Péritriche). *J. Microsc.*, **1**, p. 287-312.
- FAURÉ-FRÉMIET E. et ROUILLER Ch. (1958). — XV th Intern. Congress of Zool., London.
- FAURÉ-FRÉMIET E., ROUILLER Ch. et GAUCHERY M. (1957). — Armatures protéiques pharyngiennes des Ciliés. Electron Microsc. Proc. Stockholm Conf., p. 216-218 (1956, publié en 1957).
- FAURÉ-FRÉMIET E. et THAUREAUX J. (1944). — Les globules de « paraglycogène » chez *Balantidium elongatum* et *Vorticella monilata*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **69**, p. 3-6.
- FAURÉ-FRÉMIET E. et TUFFRAU M. (1955). — *Sonderia labiata* n. sp., Cilié Trichostome Psammobie. *Hydrobiol.*, **7**, n° 3, p. 210-218.
- FAVARD P. et CARASSO N. (1964). — Etude de la pinocytose au niveau des vacuoles digestives des Ciliés Péritriches. *J. Microsc.*, **3**, n° 6, p. 671-696.
- FAVARD P., CARASSO N. et FAURÉ-FRÉMIET E. (1963). — Ultrastructure de l'appareil adhésif des Urcéolaires (Ciliés Péritriches). *J. Microsc.*, **2**, p. 337-368.
- FERNANDEZ-GALIANO D. (1960). — La infraciliacion en *Cycloposthium edentatum* STRELKOW. *Bull. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, **57**, p. 139-150.
- FIorentini A. (1889). — Intorno ai protisti dello stomaco dei bovini. *Boll. Sci., Pavia*.
- FIorentini A. (1890 a). — Sur les Protistes de l'estomac des Bovidés. *J. Microg.*, **14**, p. 23-28, 79-83, 178-183.
- FIorentini A. (1890 b). — Intorno ai protisti dell'intestino degli equini. *Boll. Sci., Pavia*, **12**, p. 7-17, 51-60.
- FORSYTH G. et HIRST E. L. (1953). — Protozoal polysaccharides. Structure of the polysaccharide produced by the ciliates present in sheep's rumen. *J. Chem. Soc.*, p. 2132-2135.
- FORSYTH G., HIRST E. L. et OXFORD A. E. (1953). — Protozoal polysaccharides. Structure of a polysaccharide produced by *Cycloposthium*. *J. Chem. Soc.*, p. 2030-2033.
- GASSOVSKY G. (1919). — On the microfauna of the intestine of the horse. *Trav. Soc. Natur. Petrograd*, **49**, p. 20-37, 65-69.
- GAUMONT R. et FLORENTIN A. (1963-1964). — Les méthodes de culture *in vitro* des Ciliés commensaux de la panse des Ruminants. Etat actuel de la question. *Ann. Univ., A.R.E.R.S., Reims*, **2**, p. 84-86.
- GAUMONT R. et RAYNAUD P. (1962). — La culture *in vitro* des Ciliés commensaux du rumen du Mouton. *C.R. Acad. Sci.*, **254**, p. 3131-3133.
- GIBBONS I. R. (1960). — Observations on the structure of Cilia and Flagella. *Proc. Europ. Conf. Electr. Microsc.*, Delft 2, p. 929-933.
- GIBBONS I. R. (1961). — The relation between the fine structure and direction of beat in gill cilia of a Lamellibranch Mollusc. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **11** (1), p. 179-205.
- GRAIN J. (1962). — L'infraciliature d'*Isotricha intestinalis* STEIN, Cilié Trichostome de la

- panse des Ruminants. C.R. Acad. Sci., **254**, p. 2221-2223.
- GRAIN J. (1963 a). — L'infaciliature d'*Isotricha prostoma* STEIN, Cilié Trichostome de la panse des Ruminants. C.R. Acad. Sci., **256**, p. 3885-3888.
- GRAIN J. (1963 b). — Sur *Dasytricha ruminantium* SCHUBERG, Cilié de la panse des Ruminants. Arch. Zool. Exp. Gén., **102**, n° 2, p. 183-188.
- GRAIN J. (1963 c). — Sur l'ultrastructure du vestibule de *Paraisotricha colpoidea* FIORENTINI, Cilié Trichostome de l'intestin du cheval. C.R. Acad. Sci., **257**, p. 2534-2537.
- GRAIN J. (1964 a). — Ultrastructure de l'appareil buccal d'*Alloiozona trizona* HSIUNG, 1930. C.R. Acad. Sci., **258**, p. 331-333.
- GRAIN J. (1964 b). — La stomatogénèse chez les Ciliés Trichostomes *Isotricha intestinalis* et *Paraisotricha colpoidea*. Arch. Zool. Exp. Gén., **104**, n° 2, p. 85-93.
- GRAIN J. (1965 a). — Premières observations sur les systèmes fibrillaires chez quelques Ciliés des Ruminants et des Equidés. Arch. Zool. Exp. Gén., **105**, n° 2, p. 185-190.
- GRAIN J. (1965 b). — Division et stomatogénèse chez *Dasytricha ruminantium* SCHUBERG, Cilié de la panse des Ruminants. 2nd Int. Conf. Protozool., Progress in Protozoology, London.
- GRASSÉ P.P. (1956). — L'ultrastructure de *Pyrsonympha vertens* (Zooflagellata, Pyrsonymphina) : les flagelles et leur coaptation avec le corps, l'axostyle contractile, le paraxostyle, le cytoplasme. Arch. Biol., **77**, p. 595-611.
- GRASSÉ P.P. (1961). — La reproduction par induction du blépharoplaste et du flagelle de *Trypanosoma equiperdum* (Flagellé Proto-monadine). C.R. Acad. Sci., **252**, p. 3917-3921.
- GRASSI B. (1882). — Intorno all alcuni protisti endoparassiti. Atti Soc. Ital. Sci. Natur., **29**.
- GRUBY D. et DELAFOND O. (1843). — Recherches sur des animalcules se développant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores. C.R. Acad. Sci., p. 1304-1308; Rec. Méd. Vétér. Prat., **20**, p. 859-866.
- GUTIERREZ J. (1955). — Experiments on the culture and physiology of Holotrichs from the bovine rumen. Biochem. J., **60**, p. 516-522.
- GUTIERREZ J. (1958). — Observations on bacterial feeding by the rumen ciliate *Isotricha prostoma*. J. Protozool., **5**, p. 122-127.
- GUTIERREZ J. et HUNGATE R.E. (1957). — Interrelationship between certain bacteria and the rumen Ciliate *Dasytricha ruminantium*. Science, **126**, p. 511.
- HOLLANDE A. et BATISSE A. (1959). — Contribution à l'étude des Infusoires parasites du coecum de l'Hydrocheire du Brésil (*Hydrocheirus capybara* L.). I. La famille des Cyclopothiidae. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, **57**, n° 1, p. 1-16.
- HOVASSE R. (1956). — Le vacuome animal. Protozoologia, **3**, p. 1-37.
- HOWARD B.H. (1959 a). — The biochemistry of rumen Protozoa. I. Carbohydrate fermentation by *Dasytricha* and *Isotricha*. Biochem. J., **71**, p. 671-675.
- HOWARD B.H. (1959 b). — The biochemistry of rumen Protozoa. II. Some carbohydrases in cell-free extracts of *Dasytricha* and *Isotricha*. Biochem. J., **71**, p. 675-680.
- HSIUNG T.S. (1928). — Suctoria of the large intestine of the horse: *Allantosoma intestinalis* GASSOVSKY, *A. dicorniger* sp. nov., and *A. brevicorniger* sp. nov. Iowa State Coll. J. Sci., **3**, p. 101-103.
- HSIUNG T.S. (1929). — On *Didesmis spiralis* sp. nov., a new ciliate from the large intestine of the horse. Trans. Amer. Microsc. Soc., **48**, p. 209-213.
- HSIUNG T.S. (1930 a). — Some new Ciliates from the large intestine of the horse. Trans. Amer. Microsc. Soc., **49**, p. 34-41.
- HSIUNG T.S. (1930 b). — A monograph of the Protozoa of the large intestine of the horse. Iowa State Coll. J. Sci., **4**, p. 356-423.
- HUKUI T. (1940). — Untersuchungen über die drei neuen und vierzehn bekannten Ciliaten von *Bos taurus* var. *domesticus* GMELIN in Westjapan. J. Sci. Hiroshima Univ. Zool., **7**, p. 169-192.

- HUKUI T. et NISIDA K. (1954). — On *Dasytricha hukuokaensis* sp. n. Zool. Mag. Tokyo, **63**, p. 367-369.
- HUNGATE R. E. (1942). — The culture of *Eudiplodinium neglectum*, with experiments on the digestion of cellulose. Biol. Bull., **83**, p. 303-319.
- JAKUS M. A. (1956). — Studies on the cornea. II. The fine structure of Descemet's membrane. J. Biophys. Biochem. Cytol., Suppl., **2**, p. 243-252.
- JAMESON A. P. (1925). — A new ciliate, *Charon ventriculi* n. g., n. sp., from the stomach of ruminants. Parasitol., **17**, p. 403-405.
- JIROVEC O. (1933). — Beobachtung über die Fauna des Rindenpansens. Z. Parasitenk., **5**, p. 584-591.
- JOYON L. (1963). — Contribution à l'étude cytologique de quelques Protozoaires Flagellés. Ann. Fac. Sci. Univ. Clermont, **22** (1), p. 1-96.
- KANEDA M. (1962). — Fine structure of the oral apparatus of Gymnostome ciliate *Chlamydon pedarius*. J. Protozool., **9**, p. 188-195.
- KENNEDY JR. J. R. (1965). — Fine structure of the oral region of *Frontonia leucas*. 2nd Int. Conf. Protozool., Progress in Protozoology, London.
- KLUSS B. C. (1962). — Electron microscopy of the macronucleus of *Euplotes eurystomus*. J. Cell Biol., USA, **13**, n° 3, p. 462-465.
- KOFOID C. A. et MAC LENNAN R. F. (1930). — Ciliates from *Bos indicus* LINN. I. The genus *Entodinium* STEIN. Univ. Calif. Public. Zool., **33**, p. 471-544.
- KOFOID C. A. et MAC LENNAN R. F. (1932). — Ciliates from *Bos indicus* LINN. II. A revision of *Diplodinium* SCHUBERG. Univ. Calif. Public. Zool., **37**, p. 53-152.
- KOFOID C. A. et MAC LENNAN R. F. (1933). — Ciliates from *Bos indicus* LINN. III. *Epidinium* CRAWLEY, *Epiplastron* gen. nov. *Ophryoscolex* STEIN. Univ. Calif. Public. Zool., **39**, p. 1-34.
- KOPPERI A. J. (1926). — Märehtijöitten rapamahan infusoreista (mit deutschen Referat: Die Mageninfusorien der Wiederkäuer). Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, Helsinki, **4**, p. 225-238.
- KOPPERI A. J. (1929). — Untersuchungen über die Ciliaten Infusorien im coecum des Pferdes. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, Helsinki, **8**, p. 34-47.
- KOPPERI A. J. (1935). — Über die nicht-pathogene Protozoenfauna des Blindarms einiger Nagetiere. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, Helsinki, **3**, p. 1-92.
- KRASCHENINNIKOW S. (1959). — Abnormal infraciliatures of *Balantidium coli* and *Balantidium caviae* (?) and some morphological observations on these species. J. Protozool., **6**, p. 61-68.
- LE BARS H. (1957). — La digestion chez les Herbivores ruminants. Inform. Scient., **3**, p. 82-92.
- LEVINE N. D. (1961). — Protozoan Parasites of Domestic Animals and of Man. Burgess Publ. Co., Minneapolis, 412 p.
- LISON L. (1960). — Histochimie et Cytochimie animales. Coll. Actualités biologiques, Gauthier-Villars édit., Paris, vol. I et II.
- LUBINSKY G. (1957 a). — Studies on the evolution of the *Ophryoscolecidae* (Ciliata Oligotricha). I. A new species of *Entodinium* with « *caudatum* », « *lobosopinosum* » and « *du-bardi* » forms, and some evolutionary trends in the genus *Entodinium*. Canad. J. Zool., **35**, p. 111-133.
- LUBINSKY G. (1957 b). — Studies on the evolution of the *Ophryoscolecidae* (Ciliata Oligotricha). II. On the origin of the higher *Ophryoscolecidae*. Canad. J. Zool., **35**, p. 135-140.
- LUBINSKY G. (1957 c). — Studies on the evolution of the *Ophryoscolecidae* (Ciliata Oligotricha). III. Phylogeny of the *Ophryoscolecidae* based on their comparative morphology. Canad. J. Zool., **35**, p. 141-159.
- LUFT J. H. (1961). — Improvements in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., **9**, p. 404-414.
- MALMSTEN P. H. (1857). — Infusorien als Intestinal-Thiere beim Menschen. Virchow's Arch. Pathol. Anat. u. Physiol., **12**, p. 302-309.

- MIGNOT J. P. (1963). — Quelques particularités de l'ultrastructure d'*Entosiphon sulcatum* (DUJ.) STEIN, Flagellé Euglénien. *C. R. Acad. Sci.*, **257**, p. 2530-2533.
- MIGNOT J. P. (1965). — Ultrastructure des Euglénien : I. Comparaison de la cuticule chez différentes espèces. *Protistologica*, **1** (1), p. 1-16.
- MILLONIG G. (1961). — A modified procedure for lead staining of thin sections. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **11** (3), p. 736-739.
- MORIGGI M. (1941). — Recherche sugli Infusori dei Ruminanti italiani. *Arch. Zool. Ital.*, **29**, p. 369-412.
- NEVEU-LEMAIRE M. (1911). — *Parasitologie des animaux domestiques*. J. Lamarre édit., Paris.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1958 a). — Etude au microscope électronique des fibres rétrociliaires des *Ophryoscolecidae* : leur ultrastructure, leur insertion, leur rôle possible. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 1286-1289.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1958 b). — L'ultrastructure du blépharoplaste des Infusoires ciliés. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 2293-2295.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1958 c). — L'ultrastructure de la limite ectoplasme-endoplasme et des fibres formant le caryophore chez les Ciliés du genre *Isotricha* STEIN (Holotriches Trichostomes). *C. R. Acad. Sci.*, **247**, p. 692-695.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1960). — Etude d'une famille de Ciliés : les *Ophryoscolecidae*. Structures et ultrastructures. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (Ser. 12), **2**, p. 527-718.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1961). — Les fibres des Protozoaires. Ultrastructure comparée. *Proc. 1st Int. Congress Protozool.*, Progress in Protozoology, Prague, p. 393-394.
- NOIROT-TIMOTHÉE C. (1963). — Sur les Ciliés du rumen de « *Giraffa camelopardalis* » L. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, p. 5400-5401.
- OBERLING Ch. (1959). — The structure of cytoplasm. *Int. Rev. Cytol.*, **8**, p. 1-31.
- OXFORD A. E. (1964). — A guide to rumen microbiology. *New-Zeal. Depart. Sci. Ind. Res.*, **160**, p. 1-103.
- PITELKA D. R. (1961). — Fine structure of the silverline and fibrillar systems of three tetrahymenid ciliates. *J. Protozool.*, **8**, p. 75-89.
- PITELKA D. R. (1963 a). — *Electron Microscopic Structure of Protozoa*. Pergamon Press, Oxford, 269 p.
- PITELKA D. R. (1963 b). — Fine structure of the buccal apparatus in *Paramecium*. *Proc. XVIth Int. Cong. Zool.*, Washington, **2**, p. 293.
- PITELKA D. R. (1964). — The morphology of the cytostomal area in *Paramecium*. *J. Protozool. Suppl.*, **11**, p. 14-15.
- PITELKA D. R. (1965). — New observations on cortical ultrastructure in *Paramecium*. *J. Microsc.*, **4**, n° 3, p. 373-394.
- POCHE F. (1913). — Das System der Protozoa. *Arch. f. Protist.*, **30**, p. 125-321.
- PRELLE A. (1963). — Bipartition et morphogénèse chez le Cilié Holotriche *Woodruffia metabolica* (JOHNSON et LARSON, 1938). *C. R. Acad. Sci.*, **257**, p. 2148-2151.
- PRELLE A. (1965). — Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié *Leptopharynx costatus* Mermod. *Protistologica*, **1** (2), p. 23-28.
- PUYTORAC P. DE (1958). — Origine infraciliaire des fibres squelettiques de certains Infusoires Astomes et présence d'un ergatoplasme chez ces Ciliés. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 3186-3188.
- PUYTORAC P. DE (1959). — Le cytosquelette et les systèmes fibrillaires du Cilié *Metaradiophrya gigas* DE PUYTORAC, d'après étude au microscope électronique. *Arch. Anat. Microsc.*, **48**, n° 1, p. 49-62.
- PUYTORAC P. DE (1960). — Observation au microscope électronique de l'appareil vacuolaire pulsatile chez quelques Ciliés Astomes. *Arch. Anat. Microsc.*, **49**, n° 2, p. 241-256.
- PUYTORAC P. DE (1961 a). — Complément à l'étude de l'ultrastructure des Ciliés du genre *Metaradiophrya* HEID., 1935. *Arch. Anat. Microsc.*, **50**, n° 1, p. 35-58.
- PUYTORAC P. DE (1961 b). — Observations sur l'ultrastructure d'*Anoplophrya commune* DE PUYTORAC, Cilié parasite du Ver *Eophila savignyi* (G. et H.). *C. R. Soc. Biol.*, **155**, n° 4, p. 783-786.

- PUYTORAC P. DE (1963 a). — Contribution à l'étude des Ciliés Astomes *Haptophryidae* CÉPÈDE, 1903. (Cytologie, Ultrastructure, Taxinomie). *Ann. Sci. Nat. (Ser. 12)*, **5**, n° 1, p. 173-190.
- PUYTORAC P. DE (1963 b). — Observations sur l'ultrastructure du Cilié Astome *Mesnilella trispiculata* K. *J. Microsc.*, **2**, n° 2, p. 189-196.
- PUYTORAC P. DE (1964). — Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié *Prorodon viridis* EHRBG. KAHL. *Acta Protozool., Warszawa*, **2**, n° 10-18, p. 147-151.
- PUYTORAC P. DE (1965 a). — Sur l'ultrastructure du complexe cytostome-cytopharynx chez le Cilié *Holophrya vesiculosa* KAHL. *C.R. Soc. Biol.*, **159**, n° 3, p. 661-663.
- PUYTORAC P. DE (1965 b). — Ultrastructures fibrillaires et ultrastructures squelettiques cytoplasmiques chez les Ciliés. 2nd Int. Conf. Protozool., Progress in Protozoology, London.
- PUYTORAC P. DE et GRAIN J. (1965). — Structure et ultrastructure de *Balantidium xenopi* sp. nov., Cilié Trichostome, parasite du Batracien *Xenopus fraseri* Boul. *Protistologica*, **1** (2), p. 29-36.
- RANDALL J. T. et JACKSON S. F. (1958). — Fine structure and function in *Stentor polymorphus*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, p. 807-830.
- RIO-HORTEGA P. DEL (1926). — Manera sencilla de ténir epiteliobibrillas y ciertos reticulos protoplasmicos de difícil demonstracion. *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, **26**, p. 107-113.
- ROUILLER Ch. et FAURÉ-FRÉMIET E. (1957). — Ultrastructure réticulée d'une fibre squelettique chez un Cilié. *J. Ultr. Res.*, **1**, p. 1-13.
- ROQUE M. (1961). — Recherches sur les Infusoires ciliés : les Hyménostomes Péniculiens. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **95**, p. 432-519.
- ROQUE M., PUYTORAC P. DE, et SAVOIE A. (1965). — *Ophryoglena bacterocaryon* sp. nov., Cilié Holotriche Péniculien (Cytologie, ultrastructure, cycle). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **105**, n° 3, p. 309-344.
- ROTH L. E. (1958). — A filamentous component of protozoan fibrillar systems. *J. Ultr. Res.*, **1**, p. 223-234.
- ROTH L. E. (1959). — An Electron-Microscope Study of the Cytology of the Protozoa *Paramecium trichophorum*. *J. Protozool.*, **6**, p. 107-116.
- ROTH L. E. et JENKINS R. A. (1962). — Conditions for osmium fixation of fibrils in the mitotic apparatus. Vth Int. Cong. Electron Microsc.
- ROTH L. E. et SHIGENAKA Y. (1964 a). — The structure and formation of cilia and filaments in rumen Protozoa. *J. Cell. Biol.*, **20**, n° 2, p. 249-270.
- ROTH L. E. et SHIGENAKA Y. (1964 b). — The resorption of Cilia. *Zeits. f. Zellforsch.*, **64**, p. 19-24.
- RUDZINSKA M. A. (1958). — An electron microscope study of the contractile vacuole in *Tokophrya infusionum*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, p. 195-202.
- RUDZINSKA M. A. (1965). — The fine structure and function of the tentacles in *Tokophrya infusionum*. *J. Cell. Biol.*, **25**, n° 3, p. 459-477.
- SCHEDRINA Z. G. (1926). — Sur les Infusoires de l'ordre Holotriche provenant de la panse du Dromadaire et du Renne. *Arch. Russes Protist.*, **5**, p. 57-61 (en russe, avec un résumé en anglais).
- SCHNEIDER L. (1960). — Elektronenmikroskopische Untersuchungen über das Nephridialsystem von *Paramecium*. *J. Protozool.*, **7**, p. 75-90.
- SCHNEIDER L. (1964). — Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der ernährungsorganellen von *Paramecium*. I. Der Cytopharynx. *Zeits. f. Zellforsch.*, **62**, p. 198-224.
- SCHUBERG A. (1888). — Die Protozoen des Wiederkäuermagens. I. *Bütschlia*, *Isotricha*, *Dasytricha*, *Entodinium*. *Zool. Jahrb. Abt. f. System.*, **3**, p. 365-418.
- SCHUBERG A. (1891). — Ueber einige organisations-verhältnisse der Infusorien des Wiederkäuermagens. *Sitzber. d. Phys. med. Ges. Würzburg*, p. 122-137.
- SCHUMACHER I. C. (1915). — On *Blepharocorys equi*, n. sp., a new ciliate from the coecum of the horse. *Univ. Calif. Public. Zool.*, **16**, p. 95-106.

- SÉNAUD J. (1964). — Sur l'ultrastructure de la membrane nucléaire des « spores » de *Sarcocystis tenella* RAILLET. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **104**, n° 2, p. 190-193.
- SÉNAUD J. et PUYTORAC P. DE (1962). — Observations complémentaires sur l'ultrastructure de la « spore » de *Sarcocystis tenella* RAILLET (Sarcosporidie du Mouton). *C. R. Soc. Biol.*, **156**, n° 10, p. 1630-1633.
- SESHACHAR B. R. (1964). — Observations on the fine structure of the nuclear apparatus of *Blepharisma intermedium* Bhandary (Ciliata : Spirotricha). *J. Protozool.*, **11**, p. 402-409.
- SHARP R. (1914). — *Diplodinium ecaudatum* with an account of its neuromotor apparatus. *Univ. Calif. Public. Zool.*, **13**, p. 43-122.
- STEIN F. (1858). — Ueber mehrere neue im Pansen der Wiederkäuer lebende Infusionstiere. *Abh. Königl. Böhm. Ges. Wissensch.*, **5**, n° 10, p. 69-70.
- STEIN F. (1859 a). — Organismus der Infusionstiere. I. Leipzig, p. 73.
- STEIN F. (1859 b). — Charakteristik neuer Infusorien Gattungen. *Lotos*, **9**, p. 1-5, 57-60.
- STEIN F. (1861). — *Sitzungsber. d. Königl. Böhm. Ges. Wissensch.*, Prag., Jahr., p. 88.
- STEIN F. (1862). — Über *Paramecium* (?) *coli*. *Amtl. Ber. 37^e Versamml. Dtsch. Naturfors. u. Aerzte*, Karlsbad, p. 165.
- STEIN F. (1867). — Organismus der Infusionstiere. II. Leipzig, 355 p.
- STOUT J. D. (1960). — Morphogenesis in the ciliate *Bresslaia vorax* KAHL and the phylogeny of the Colpodidae. *J. Protozool.*, **7**, p. 26-35.
- STRELKOW A. (1928). — Nouvelles espèces du genre *Cycloposthium* habitant l'intestin du Cheval. *Ann. Parasitol.*, **6**, n° 2, p. 164-178.
- STRELKOW A. (1929 a). — Weiteres über die neuen Arten der Gattung *Cycloposthium* aus dem Darm des Pferdes und des Esels. *Zool. Anz.*, **83**, p. 63-70.
- STRELKOW A. (1929 b). — Morphologische Studien über Oligotriche Infusorien aus dem Darm des Pferdes. I. Aussere Morphologie und Skelett der Gattung *Cycloposthium* BUNDLE. *Arch. f. Protist.*, **68** (3), p. 503-544.
- STRELKOW A. (1931 a). — Morphologische Studien über Oligotriche Infusorien aus dem Darm des Pferdes. II. Cytologische Untersuchungen der Gattung *Cycloposthium* BUNDLE. *Arch. f. Protist.*, **75** (2), p. 191-220.
- STRELKOW A. (1931 b). — Über die fauna des Colons beim Zebra. *Zool. Anz.*, **94**, p. 37-54.
- STRELKOW A. (1939). — Parasitic Infusoria from the intestine of *Ungulata* belonging to the family *Equidae*. *Uchen. Zap. Pedagog. Inst. im Gercena*, **17**, p. 262.
- TEN KATE C. G. B. (1928). — Über das Fibrillensystem der Ciliaten. II. Das Fibrillensystem der Isotrichen (*Isotricha* und *Dasytricha*). *Arch. f. Protist.*, **62**, p. 328-354.
- TUCKER J. B. (1965). — Ultrastructure of cyrtophorine buccal organelles. 2nd Int. Conf. Protozool., Progress in Protozoology, London.
- TUFFRAU M. (1950). — Bipartition et Morphogénèse chez *Tillina magna* (Cilié Holotriche Trichostome). *C. R. Acad. Sci.*, **230**, p. 2116-2118.
- TUFFRAU M. (1952). — La morphogénèse de division chez les Colpodidae. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **86**, n° 3, p. 309-320.
- TUFFRAU M. (1964). — Quelques variantes techniques de l'imprégnation des Ciliés par le protéinate d'argent. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **104**, n° 2, p. 186-190.
- USUELLI F. (1930 a). — Gli infusori Ciliati che vivono nell'apparato digerente degli Erbivori. *La Clinica Veter.*, p. 54-570, 625-645, 787-805.
- USUELLI F. (1930 b). — Stärkeaufnahme und Glykogenbildung der Panseninfusorien. *Wiss. Arch. f. Landwirtsch.*, **3**, p. 4-20.
- UZZELL E. M., BECKER R. B. et JONES E. R. (1949). — Occurrence of Protozoa in the bovine stomach. *J. Dairy Sci.*, **32**, n° 7, p. 806-811.
- VIVIER E. (1961). — Sur la structure du Macronoyau de la Paramécie. *C. R. Soc. Biol.*, **155**, n° 3, p. 494-497.
- VIVIER E. et ANDRÉ J. (1961). — Existence d'inclusions d'ultrastructure fibrillaire dans le macronucleus de certaines souches de *Paramecium caudatum*. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, p. 1848-1850.

- VIVIER E. et SCHREVEL J. (1964). — Etude, au microscope électronique, d'une Grégarine du genre *Selenidium*, parasite de *Sabellaria alveolata* L. *J. Microsc.*, **3**, n° 6, p. 651-670.
- WADDELL A. H. (1964). — Electron microscopy of *Anaplasma centrale*. *Austral. Veter. J.*, **40**, p. 233-235.
- WEILL R. (1929). — La présence d'un Infusoire du genre *Isotricha* (*I. caulleryi* n. sp.) chez un Insecte (*Periplaneta americana*) et sa signification possible. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **69** (Notes et revue, n° 1), p. 21-26.
- WEISS D. C. F. H. (1869). — Specielle Physiologie der Haussäugethiere für Thierärzte und Landwirthe. *Stuttgart, Metzler*, **12**, 548 p.
- WERTHEIM P. (1933). — Ein Beitrag zu den Untersuchungen über die Ophryoscolecidenfauna aus dem Magen von *Capra ibex* L. *Zool. Anz.*, **104**, p. 15-25.
- WERTHEIM P. (1934 a). — Ueber die Pulsation der Kontraktilen Vakuolen bei den Wiederkäuermagen Infusorien. *Zool. Anz.*, **106**, p. 20-24.
- WERTHEIM P. (1934 b). — Zweiter Beitrag zur Kenntniss der Vakuolenpulsation bei Wiederkäuerinfusorien nebst einigen Beobachtungen. *Zool. Anz.*, **107**, p. 77-84.
- WERTHEIM P. (1934 c). Les Infusoires de l'estomac de *Rupicapra rupicapra* LINN. *Ann. Parasitol.*, **12**, p. 390-393.
- WERTHEIM P. (1935). — Infusorien aus dem Wiederkäuermagen von Gebiete Jugoslawiens nebst einer übersicht Tierchen von Balkanhalbinsel-Bereich und ein kurzer Bericht über die Pferde darminfusorien, zugleich Revision der Familie *Ophryoscolecidae*. *Veterinarski Arch.*, **5**, p. 388-536.
- WOLSKA M. (1962). — A rare case of *Balantidium coli* in the caecum of a horse. *Bull. Acad. Polon. Sci. (Ser. Sci. Biol.)*, **10**, n° 10, p. 425-429.
- WOLSKA M. (1964 a). — Infraciliature of *Didesmis ovalis* FIOR. and *Blepharozoum trizonum* HSIUNG - Fam. *Buetschliidae* (*Ciliata*, *Rhabdophorina*). *Acta Protozool.*, Warszawa, **2**, n° 15, p. 153-157.
- WOLSKA M. (1964 b). — Studies on the representatives of the family *Paraisotrichidae* DA CUNHA (*Ciliata*, *Trichostomata*). I. Somatic infraciliature in the genus *Paraisotricha* FIOR. and *Rhizotricha* g. n. *Acta Protozool.*, Warszawa, **2**, n° 22, p. 213-224.
- WOLSKA M. (1964 c). — Studies on the representatives of the family *Paraisotritrichidae* DA CUNHA (*Ciliata*, *Trichostomata*). II. Bucal infraciliature in the genus *Paraisotricha* FIOR. and *Rhizotricha* WOLSKA. *Acta Protozool.*, Warszawa, **2**, n° 30, p. 297-305.
- WOLSKA M. (1965 a). — Studies on the representatives of the family *Paraisotrichidae* DA CUNHA (*Ciliata*, *Trichostomata*). III. Division, Morphogenesis in the genus *Paraisotricha* FIOR. and *Rhizotricha* WOLSKA. *Acta Protozool.*, Warszawa, **3**, n° 3, p. 27-37.
- WOLSKA M. (1965 b). — Studies on the representatives of the family *Paraisotrichidae* DA CUNHA (*Ciliata*, *Trichostomata*). IV. General discussion. *Acta Protozool.*, Warszawa, **3**, n° 9-18, p. 115-131.

LÉGENDE DES PLANCHES

PLANCHE I

- FIG. 1. — Coupe longitudinale dans un cil (*Alloiozona trizona*). A : axosome; Ci : cinétosome; EE : limite ecto-endoplasmique; FA : fibres axiales; FP : fibres périphériques; N : néma-desme; PC : fibres postciliaires; Pl : plaque de départ du néma-desme; S : septum; V : vésicule ectoplasmique. $\times 50\,000$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale d'un cinétosome non cilifère d'*Alloiozona trizona* (Ci), contenant un axosome (A) et un septum (S). $\times 60\,000$.
- FIG. 3. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe longitudinale des cils d'une seule cinétie; les cinétosomes contiennent des granulations (Gr) sur le septum, des granules axiaux (Ga) et un bouchon (B). Ll : liaison longitudinale entre les bouchons. $\times 52\,000$.
- FIG. 4. — Coupe transversale dans les crêtes infundibulaires (Cr) de *Cycloposthium bipalmatum*; Ci : cinétosome sans bouchon avec granules axiaux (Ga); T : tubules. $\times 30\,000$.
- FIG. 5. — *Isotricha* : coupe tangentielle de la paroi cellulaire montrant les cinétosomes à différents niveaux. E : enveloppe autour du cinétosome; EE : limite ecto-endoplasmique; K : cinétodesme; M : mitochondrie; PC : fibres postciliaires; T : fibres transverses; V : vésicule ectoplasmique. $\times 29\,400$.

PLANCHE II

- FIG. 1. — *Didesmis quadrata* : les cinétosomes sont entourés par une enveloppe (E) qui est en liaison avec les fibres postciliaires (PC) et les fibres transverses (T). K : cinétodesme. $\times 40\,000$.
- FIG. 2. — *Blepharocorys uncinata* : coupe longitudinale des cils vestibulaires dont la paroi dessine des villosités (Vi). $\times 40\,000$.
- FIG. 3. — Les cinétosomes de *Balantidium coli* sont ouverts à leur base, et possèdent des racines ciliaires (Ra) issues de pièces intermédiaires (I). EE : limite ecto-endoplasmique; PC : fibres postciliaires. $\times 32\,000$.
- FIG. 4. — Coupe longitudinale des cils de la couronne péri-buccale chez *Alloiozona trizona*. I : pièce intermédiaire; N : néma-desme à structure faussement périodique. $\times 30\,000$.
- FIG. 5. — *Alloiozona trizona* : cinétosomes portant des néma-desmes (N) issus d'une plaque de départ (Pl). $\times 30\,000$.

PLANCHE III

- FIG. 1. — Coupe longitudinale d'une caudalia de *Cycloposthium bipalmatum*, contenant des mitochondries (M), et dont les cils sont groupés en syncils (S). $\times 9\,750$.
- FIG. 2. — Coupe transversale du ciliophore de *Cycloposthium bipalmatum*, montrant les syncils (S). Cr : crêtes infundibulaires. $\times 5\,520$.
- FIG. 3. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe longitudinale d'une cinétie, où l'on voit les fibres postciliaires (PC) d'un cinétosome s'accoler à celles des autres cinétosomes. EE : limite ecto-endoplasmique; LO : ligne opaque de départ des fibres transverses (T), en rapport avec la pièce intermédiaire (I). $\times 35\,000$.

PLANCHE IV

- FIG. 1. — Coupe longitudinale du ciliophore montrant les liaisons entre cinétosomes d'une même cinétie (Ll), et entre deux cinéties voisines (Lt), chez *Cycloposthium bipalmatum*. $\times 36\,000$.
- FIG. 2 et 3. — Coupes obliques dans le ciliophore de *Cycloposthium bipalmatum*. Ll : liaisons longitudinales (dans une cinétie); Lt : liaisons transversales (entre deux cinéties); M : mitochondries. $\times 30\,000$.

PLANCHE V

- FIG. 1. — *Isotricha* (détail de la fig. 5, Pl. I). A : anastomoses entre les triplets; E : enveloppe entourant le cinétosome; K : cinétodesme; LO : ligne opaque bordant les fibres transverses (T), et qui semble être le prolongement de E; TR : triplets. $\times 78\,000$.

- FIG. 2. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe transversale de la paroi, montrant les saccules ergastoplasmiques (Er) dans les crêtes, ainsi que les fibres postciliaires (PC) sur deux rangs. K : cinétodesme. $\times 35\ 000$.
- FIG. 3. — *Alloiozona trizona* : fibres postciliaires (PC) (sur deux rangs) dont les tubules sont reliés par de fines desmoses. Départ des fibres transverses (T) à côté du cinétosome (Ci). EE : limite ecto-endoplasmique. $\times 54\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe transversale de *Cycloposthium bipalmatum*, au niveau de la « Leiste » (L), située au fond d'un sillon (S). Cu : cuticule; Na : nasse pharyngienne; T : tubules sous-cuticulaires. $\times 22\ 500$.

PLANCHE VI

- FIG. 1. — Paroi cellulaire de *Balantidium coli* : les crêtes intercinétiennes (CrI) contiennent les fibres transverses (T), les fibres postciliaires (PC) et le cinétodesme (K). EE : limite ecto-endoplasmique. $\times 37\ 500$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale tangentielle de la paroi de *Balantidium coli*, mettant en évidence les positions relatives des fibres transverses (T) et des fibres postciliaires (PC) dans les crêtes intercinétiennes. $\times 20\ 000$.
- FIG. 3. — Coupe longitudinale du vestibule de *Paraisotricha colpoidea*, montrant les fibres transverses (T). C : cinétie; N : némaesmes. $\times 24\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe transversale de *Alloiozona trizona* au niveau des crêtes sus-concrétionnaires (Cr). Ci : cils situés entre les crêtes; PC : fibres postciliaires; T : fibres transverses. $\times 30\ 000$.

PLANCHE VII

- FIG. 1. — Coupe longitudinale d'un némaesme de l'armature pharyngienne d'*Alloiozona trizona*. $\times 25\ 000$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale de némaesmes (N) d'*Alloiozona trizona*, dont les tubules (T) sont entourés de lignes spiralées (Sp) d'où partent les desmoses intertubulaires. $\times 68\ 000$.
- FIG. 3. — Coupe oblique de la paroi d'*Isotricha* montrant les deux couches de l'ectoplasme. CE : couche externe; CI : couche interne; Er : vésicule ergastoplasmique; K : cinétodesme; V : vacuole ectoplasmique. $\times 18\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe transversale des cils vestibulaires de *Blepharocorys jubata*; les fibres réticulées (FR) partent de la base des cinétosomes. Nd : nœud. $\times 40\ 000$.
- FIG. 5. — *Blepharocorys uncinata* : fibres réticulées au départ du vestibule; ces fibres vont donner naissance à la fibre du processus apical. Nd : nœud. $\times 30\ 000$.
- FIG. 6. — *Blepharocorys uncinata* (détail de la fig. 1, Pl. XIII). Fibres réticulées (FR) dans la paroi non ciliée du vestibule; Nd : nœud; R : rideaux de tubules. $\times 55\ 000$.

PLANCHE VIII

- FIG. 1. — Coupe longitudinale d'une partie non ciliée de la cellule de *Didesmis quadrata*. Er : ergastoplasme; T : tubes sous-pelliculaires longitudinaux; TO : travée transversale opaque; V : vacuole ectoplasmique. $\times 18\ 600$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale d'une partie non ciliée de la cellule de *Alloiozona trizona*. Ci : cinétosome non cilié; Ec : ectoplasme; EE : limite ecto-endoplasmique; En : endoplasme; Er : ergastoplasme; M : mitochondrie; V : vacuole ectoplasmique. $\times 35\ 000$.
- FIG. 3. — *Didesmis quadrata* : coupe transversale (oblique) du sillon ventral. Ca : caryophore; Er : ergastoplasme; B : baguettes transversales à structure périodique (flèche); V : vacuole ectoplasmique. $\times 24\ 000$.
- FIG. 4. — *Didesmis quadrata* : coupe longitudinale dans le sillon ventral. Er : ergastoplasme; B : baguette transversale. $\times 24\ 000$.

PLANCHE IX

- FIG. 1. — Coupe transversale de la paroi de *Paraisotricha colpoidea*, montrant les deux couches ectoplasmiques séparées par une ligne granulaire (Gr). Ci : cinétosome; EE : limite ecto-endoplasmique; Er : ergastoplasme; K : cinétodesme; PC : fibres postciliaires. $\times 31\ 500$.
- FIG. 2. — *Blepharocorys uncinata* (détail de la fig. 1, Pl. XIII) : coupe transversale de la paroi cellulaire. Cr : crête longitudinale; Cu : cuticule; EE : limite ecto-endoplasmique; M : mitochondrie; S : sillon; T : fibres tubulaires sous-cuticulaires. $\times 66\ 000$.
- FIG. 3. — *Blepharocorys uncinata* : coupe longitudinale dans une crête longitudinale. Cu : cuticule; EE : limite ecto-endoplasmique; M : mitochondrie; Po : pore de la cuticule; T : tubules sous-cuticulaires. $\times 54\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe longitudinale tangentielle de la paroi de *Paraisotricha colpoidea*. Er : saccules ergastoplasmiques allongés parallèlement aux cinéties; K : cinétodesme; PC : fibres post-ciliaires; T : fibres transverses. $\times 22\ 500$.

PLANCHE X

- FIG. 1. — Coupe longitudinale à un niveau où la paroi de *Cycloposthium bipalmatum* est dépourvue de plaques squelettiques. Ec : ectoplasme; EE : limite ecto-endoplasmique microfibrillaire double; En : endoplasme; Er : ergastoplasme. $\times 30\ 000$.
- FIG. 2. — Coupe transversale de la paroi de *Cycloposthium bipalmatum*, au niveau d'importantes plaques squelettiques (Pl), perforées de pores (Po). Cu : cuticule. (Coloration à l'acétate de plomb). $\times 13\ 750$.
- FIG. 3. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe oblique dans les plaques squelettiques (Pl), montrant l'ergastoplasme (Er) dans les pores (Po). (Coloration à l'acétate d'uranyle). $\times 24\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe oblique de la paroi de *Cycloposthium bipalmatum*, dépourvue de plaques, mais avec de nombreux tubules (T) sous la cuticule (Cu). EE : limite ecto-endoplasmique microfibrillaire. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XI

- FIG. 1. — *Isotricha* : limite ecto-endoplasmique (EE) formée de deux couches de microfibrilles, accompagnées d'organites énigmatiques (X), et donnant naissance au caryophore (Ca) qui vient entourer le macronoyau (Ma). M : mitochondrie; Pg : navettes d' α -amylo-pectine. $\times 15\ 000$.
- FIG. 2. — Coupe transversale de *Didesmis quadrata*, au niveau du macronoyau (Ma) soutenu par un caryophore (Ca) microfibrillaire. $\times 14\ 000$.
- FIG. 3. — Coupe oblique de la paroi non ciliée de *Blepharocorys uncinata*. Cu : cuticule; T : tubules sous-cuticulaires. $\times 28\ 500$.
- FIG. 4. — *Isotricha* : ramification de la limite ecto-endoplasmique (EE) dont la couche interne (CI) de microfibrilles donne naissance à une fibre du caryophore (Ca). CE : couche externe de microfibrilles; Ec : ectoplasme; En : endoplasme; Er : ergastoplasme; M : mitochondrie; X : corps énigmatique. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XII

- FIG. 1. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe longitudinale de l'extrémité antérieure de la cellule, tangentielle au vestibule (Ve). B : baguettes transversales; Ba : bactéries; ChF : champ frontal de cinéties; CiV : cinéties vestibulaires; D : face dorsale; EE : limite ecto-endoplasmique; FD : fibres reliant la partie dorsale du vestibule à la paroi dorsale de la cellule; N : némademes; P : plancher microfibrillaire de la vacuole à concrétions (VCC); V : face ventrale. $\times 9\ 000$.
- FIG. 2. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe longitudinale de la partie antérieure. Cil : ciliophore rétracté; Cst : cytostome; M : mitochondries; Mo : motorium; Na : nasse pharyngienne. $\times 6\ 500$.
- FIG. 3. — *Cycloposthium bipalmatum* (détail de la fig. 2) : microfibrilles du motorium. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XIII

- FIG. 1. — Coupe transversale totale de *Blepharocorys uncinata* : Ba : bactérie; D : face dorsale; Dr : côté droit; G : côté gauche; Ma : macronoyau; M : mitochondries; V : face ventrale; VA : vacuole alimentaire; Ve : vestibule cilié sur une seule face (5 cinéties). $\times 11\ 600$.
- FIG. 2. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe montrant les microfibrilles (F) qui relient la limite ecto-endoplasmique au motorium. Cu : cuticule; Pl : plaque squelettique. $\times 24\ 000$.

PLANCHE XIV

- FIG. 1. — Coupe longitudinale de la paroi de *Paraisotricha colpoidea* : EE : limite ecto-endoplasmique; Er : ergastoplasme; P : fibres issues de EE, formant le plancher de la vacuole à concrétions (VCC); PC : fibres post-ciliaires; T : fibres transverses. $\times 36\ 000$.
- FIG. 2. — *Dasytricha ruminantium* : coupe dans une vacuole contenant une colonie de *Sphaerita* (S). Pg : α -amylo-pectine en navettes. $\times 36\ 000$.
- FIG. 3. — *Isotricha* : coupe transversale dans le canal évacuateur (Cl) d'une vacuole contractile. EE : limite ecto-endoplasmique; T : tubules sous-pelliculaires; X : corps énigmatique. $\times 27\ 000$.
- FIG. 4. — Coupe dans l'ectoplasme de *Cycloposthium bipalmatum* : Cu : cuticule; Er : ergastoplasme; Pl : plaques squelettiques; VA : vacuole alimentaire. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XV

- FIG. 1. — Coupe transversale du cytopharynx d'*Isotricha* : le cytopharynx (Ph) est entouré de rideaux de tubules (R) et contient des bactéries (Ba). $\times 21\ 000$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale tangentielle du canal évacuateur (Cl) d'une vacuole contractile (VC) chez *Isotricha*. T : tubules sous-pelliculaires en disposition spiralee. $\times 31\ 500$.
- FIG. 3. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe transversale au niveau de l'entrée du vestibule (Ve); VA : vacuole alimentaire; VCC : vacuole à concrétions, avec la double enveloppe de microfibrilles (EE) et de némademes (N). D : face dorsale; Dr : côté droit; G : côté gauche; V : face ventrale. $\times 4\ 400$.

PLANCHE XVI

- FIG. 1. — *Isotricha* : coupe longitudinale dans le canal évacuateur (Cl) d'une vacuole contractile en fin de diastole. EE : limite ecto-endoplasmique; Er : ergastoplasme; S : septum; T : tubules. $\times 50\ 000$.
- FIG. 2. — *Isotricha* : coupe longitudinale dans le canal (Cl) d'une vacuole contractile en systole; Ec : ectoplasme; EE : limite ecto-endoplasmique; T : tubules sous-pelliculaires; TE : tubules écartés du canal. $\times 25\ 000$.
- FIG. 3. — Vacuole à concrétions de *Alloiozona trizona*, dont le cytoplasme (Cy) est granuleux et homogène, et dont la paroi est formée de némademes (N) accolés. $\times 15\ 500$.
- FIG. 4. — Coupe oblique d'une crête principale dans une région non ciliée chez *Didesmis quadrata* : cette crête est divisée en de nombreuses crêtes secondaires. EE : limite ecto-endoplasmique; Er : ergastoplasme en saccules empilés; T : tubules sous-pelliculaires; TO : travée transversale opaque. $\times 17\ 500$.

PLANCHE XVII

- FIG. 1. — *Didesmis quadrata* : coupe oblique dans le micronoyau (mi), contenant des masses chromatiques (Chr) séparées par des sortes d'enveloppes (E). Ca : caryophore; Er : ergastoplasme; Ma : macronoyau. $\times 36\ 000$.
- FIG. 2. — *Isotricha* : coupe longitudinale dans une extrémité du micronoyau (mi), montrant les fibres fusoriales (Fu) convergentes. Ma : macronoyau. $\times 36\ 000$.
- FIG. 3. — *Isotricha* en division : fibres tubulaires (F) dans le macronoyau, en coupe longitudinale et en coupe transversale. $\times 48\ 000$.
- FIG. 4. — *Alloiozona trizona* : micronoyau (mi) en division, contenant des fibres fusoriales (Fu) et des grains chromatiques (Chr). Les fibres fusoriales restent parallèles entre elles, même aux pôles du micronoyau. Er : ergastoplasme. $\times 12\ 250$.
- FIG. 5. — *Alloiozona trizona* (détail de la fig. 4). Fu : fibres fusoriales tubulaires. $\times 54\ 000$.
- FIG. 6. — *Dasytricha ruminantium* : reticulum endoplasmique, à paroi granulaire (Gr) ou lisse (L). Pg : α -amylopectine. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XVIII

- FIG. 1. — Coupe transversale de la vacuole à concrétions chez *Alloiozona trizona*. CC : concrétions calciques; N : némademes de la paroi; noter les mitochondries (M) qui entourent la vacuole. $\times 18\ 600$.
- FIG. 2. — Réserves polysaccharidiques chez *Isotricha* : A : amidon; Pg : α -amylopectine. $\times 6\ 000$.
- FIG. 3. — Cytoprocte d'*Alloiozona trizona* en coupe longitudinale. La paroi épaissie (flèche) est bordée de tubules (T). M : mitochondries; VA : vacuole alimentaire. $\times 17\ 500$.
- FIG. 4. — *Isotricha* : navettes d' α -amylopectine (Pg) entre les mitochondries (M), sous la limite ecto-endoplasmique (EE). $\times 24\ 000$.
- FIG. 5. — Le macronoyau (Ma) de *Didesmis quadrata* est entouré d'un caryophore (Ca), accompagné, à l'extérieur, par un ergastoplasme (Er) abondant. $\times 30\ 000$.

PLANCHE XIX

- FIG. 1. — Coupe longitudinale dans le cytoprocte (Cpr) de *Didesmis quadrata*. EE : limite ecto-endoplasmique; M : mitochondries; PC : fibres postciliaires; Sph : sphincter; T : tubules sous-pelliculaires; VA : vacuole alimentaire. $\times 24\ 000$.
- FIG. 2. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe longitudinale de l'apex de la cellule; la vacuole à concrétions (VCC) est bourrée de mitochondries (M); elle est bordée par les prolongements de la limite ecto-endoplasmique (EE) et par des némademes (N) issus du champ frontal (ChF) de cinéties. ChD : champ dorsal; D : face dorsale; P : plancher microfibrillaire de la vacuole à concrétions; V : face ventrale. $\times 13\ 500$.

PLANCHE XX

- FIG. 1. — *Isotricha* : le caryophore (Ca), issu de la limite ecto-endoplasmique (EE), entoure macronoyau (Ma) et micronoyau (mi); remarquer les plages (P) dépourvues de chromatine, et les parasites (R) dans le macronoyau. M : mitochondries. $\times 3\,500$.
- FIG. 2. — *Isotricha* : Rickettsia en division, à contenu granulaire (Gr) ou réticulé (Re), entourée de chromatine (Chr). $\times 54\,000$.
- FIG. 3. — *Isotricha* : Rickettsia, dont on distingue la double membrane (Me) et le contenu granulaire. Le parasite est logé dans un amas de chromatique (Chr) du macronoyau. $\times 54\,000$.
- FIG. 4. — *Alloiozona trizona* : saccules ergastoplasmiques (Er) disposés en couches concentriques. $\times 27\,000$.
- FIG. 5. — Bord de la vacuole à concrétions de *Polymorpha ampulla* : les mitochondries (M) sont accolées aux némademes (N) de la paroi de la vacuole (VCC). $\times 24\,000$.

PLANCHE XXI

- FIG. 1. — *Paraisotricha colpoidea* : coupe longitudinale du cytoprocte entouré d'un long sphincter (Sph) formé par la limite ecto-endoplasmique (EE). T : tubules sous-pelliculaires; VA : vacuole alimentaire. $\times 15\,000$.
- FIG. 2. — *Alloiozona trizona* : coupe longitudinale du cytostome (Cst) et du début du cytopharynx (Ph). E : évagination cytoplasmique; EE : limite ecto-endoplasmique; R : rideau de tubules issu des cinétosomes (Ci) voisins. $\times 25\,000$.
- FIG. 3. — Coupe oblique du cytostome de *Alloiozona trizona*, montrant les rideaux de tubules (R) perpendiculaires à la paroi, et associés par paires. $\times 39\,000$.
- FIG. 4. — Coupe transversale de l'apex de *Alloiozona trizona* montrant que deux rideaux de tubules (R) naissent à partir de chaque cinétie péribucale. E : évagination cytoplasmique; N : némademes. $\times 19\,250$.
- FIG. 5. — *Alloiozona trizona* : coupe longitudinale du cytostome et du bord du cytopharynx, montrant en particulier l'origine d'un rideau de tubules (R), qui prend naissance sur une ligne opaque (LO) bordant le cinétosome. EE : limite ecto-endoplasmique; SP : cytoplasme stomo-pharyngien. $\times 30\,000$.

PLANCHE XXII

- FIG. 1. — Coupe oblique du cytopharynx (Ph) d'*Alloiozona trizona*, où on remarque que chaque cinétie donne naissance à deux rideaux (R) et à des fibres supplémentaires (FS). EE : limite ecto-endoplasmique; N : némademe; SP : cytoplasme stomo-pharyngien. $\times 30\,000$.
- FIG. 2. — Coupe transversale de l'apex de *Didesmis quadrata* : naissance des rideaux (R) par paires à partir des fibres transverses (T) des cinétosomes de la couronne de cils antérieure. FS : fibres supplémentaires; K : cinétodesmes; N : némademes; PC : fibres postciliaires. $\times 28\,000$.
- FIG. 3. — Coupe transversale du cytopharynx (Ph) de *Didesmis quadrata*; les rideaux (R) sont composés de 11 à 12 tubules unis entre eux par de fines desmoses. $\times 48\,000$.
- FIG. 4. — *Isotricha* : coupe dans le vestibule (Ve) et le cytopharynx (Ph) entouré de rideaux de tubules (R), et accompagnés par la limite ecto-endoplasmique (EE). N : némademes. $\times 6\,400$.
- FIG. 5. — *Didesmis quadrata* : coupe transversale du cytopharynx (Ph) entouré de nombreux rideaux (R); l'armature pharyngienne est constituée par une seule sorte de némademes (N). Er : ergastoplasme. $\times 17\,500$.

PLANCHE XXIII

- FIG. 1. — *Alloiozona trizona* : coupe transversale du cytopharynx dans sa partie profonde (Ph), et de la triple armature de némademes (NI : couronne interne; NM : couronne moyenne; NE : némademes externes). Le cytopharynx contient une bactérie (Ba), et est entouré de rideaux (R) dont le nombre de tubules est déjà réduit. $\times 21\,000$.
- FIG. 2. — *Didesmis quadrata* : coupe longitudinale des cils de la couronne antérieure, montrant qu'ils donnent naissance à des némademes (N) ayant tous la même taille. $\times 15\,400$.
- FIG. 3. — Coupe transversale de némademes de l'armature pharyngienne chez *Alloiozona trizona*. Les tubules (T) sont unis par des desmoses (D). Noter la présence d'une vésicule du cytoplasme stomo-pharyngien (SP) qui, en se repliant sur elle-même, donne naissance à deux vésicules concentriques. $\times 96\,000$.
- FIG. 4. — Cytoplasme stomo-pharyngien chez *Didesmis quadrata*. $\times 47\,000$.

PLANCHE XXIV

- FIG. 1. — Coupe longitudinale de la partie antérieure de *Polymorpha ampulla*, montrant les deux sortes de némadesmes (NE: gros némadesmes externes; NI: petits némadesmes internes) de l'armature pharyngienne. D: face dorsale; V: face ventrale. $\times 7800$.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale de la partie postérieure de *Dasytricha ruminantium*: K: cinétodesme; Ma: macronoyau; N: némadesmes; Pg: α -amylo-pectine; Po: pores de la paroi du macronoyau; PVC: pores de la vacuole contractile (VC); Ve: vestibule; R: rideaux de tubules. $\times 5500$.
- FIG. 3. — Coupe transversale du vestibule (Ve) de *Dasytricha ruminantium*, montrant une paroi ciliée avec quelques petits némadesmes (N), et une paroi nue à rideaux de tubules (R) issus des cils de la première rangée (Ci1). $\times 17700$.
- FIG. 4. — Coupe longitudinale de la paroi non ciliée du vestibule (Ve) de *Paraisotricha colpoidea*, montrant la superposition des rideaux (R), des baguettes transversales (B), de la limite ecto-endoplasmique (EE) bordée par de l'ergastoplasme (Er) endoplasmique et par des némadesmes (N). $\times 30000$.

PLANCHE XXV

- FIG. 1. — Coupe longitudinale du vestibule (Ve) d'*Isotricha*, montrant les némadesmes de deux tailles différentes (N1 et N2). VG: face ventrale gauche. $\times 7000$.
- FIG. 2. — Coupe oblique du vestibule (Ve) d'*Isotricha* au niveau du bourrelet non cilié (Bo). CiV: cinéties vestibulaires; EE: limite ecto-endoplasmique; M: mitochondries; N1, N2: némadesmes. $\times 8700$.
- FIG. 3. — *Isotricha*: coupe oblique du fond du vestibule (Ve) et du début du cytopharynx (Ph). Ba: bactérie; CiV: cinéties vestibulaires; EE: limite ecto-endoplasmique; K: cinétodesme; N2: némadesmes; T: fibres transverses donnant naissance aux rideaux (R). $\times 20000$.
- FIG. 4. — Coupe longitudinale de la partie ciliée du vestibule de *Dasytricha ruminantium*. Le cinétodesme (K) forme des baguettes opaques (B) perpendiculaires aux cinéties. $\times 17500$.

PLANCHE XXVI

- FIG. 1. — Coupe oblique du vestibule (Ve) d'*Isotricha*, dont le bourrelet non cilié (Bo) est parcouru de rideaux de tubules (R). CiV: cinéties vestibulaires; K: cinétodesme; Ph: cytopharynx. $\times 14000$.
- FIG. 2. — Coupe transversale du bourrelet non cilié (Bo) du vestibule d'*Isotricha*. N1, N2: némadesmes de deux tailles différentes; R: rideaux de tubules. $\times 14500$.
- FIG. 3. — *Isotricha* (détail de la fig. 2). Les rideaux (R) ont une orientation différente selon qu'ils sont coupés près ou loin de leur origine. Ve: vestibule. $\times 35000$.
- FIG. 4. — *Isotricha*: coupe longitudinale du bourrelet vestibulaire, montrant que les rideaux (R) sont constitués par les fibres transverses (T) issues des cils vestibulaires (CiV). $\times 17000$.

PLANCHE XXVII

- FIG. 1. — Coupe longitudinale du vestibule (Ve) de *Paraisotricha minuta*. B: baguettes transversales; D: face dorsale; L: expansion ectoplasmique; R: rideaux de tubules; V: face ventrale. $\times 6000$.
- FIG. 2. — *Paraisotricha minuta*: repli antérieur de la paroi dorsale du vestibule (Ve), garni de rideaux de tubules (R). EE: limite ecto-endoplasmique. $\times 15000$.
- FIG. 3. — *Paraisotricha minuta*: coupe longitudinale du vestibule (Ve), montrant l'origine des rideaux (R), coupés par le sillon longitudinal (Si). Remarquer les quelques fibres réticulées (FR) en liaison avec les cinétosomes. Dans la moitié inférieure de la figure, la coupe devient tangentielle à la paroi non ciliée du vestibule, et au cytopharynx court (Ph). AV: partie antérieure; D: face dorsale; SP: phagoplasme vésiculeux; V: face ventrale. $\times 20000$.
- FIG. 4. — *Paraisotricha minuta* (détail de la fig. 1). Origine des baguettes transversales (B): chaque cil envoie vers la baguette une composante (Co) cinétodesmienne. $\times 25000$.

PLANCHE XXVIII

- FIG. 1. — *Paraisotricha colpoidea* (détail de la fig. 1, Pl. XII). Origine des baguettes transversales (B). AV: avant de la cellule = partie postérieure des cinéties vestibulaires; Ci: cinétosomes des cinéties vestibulaires; Dr: côté droit du vestibule; EE: limite ecto-endoplasmique; T: fibres transverses. $\times 29000$.
- FIG. 2. — *Paraisotricha colpoidea*: coupe longitudinale dans les cinéties vestibulaires, montrant que le cinétodesme (K) participe à la formation des baguettes (B), en se courbant, et en devenant perpendiculaire aux

cinétiques (flèche noire). Les flèches blanches indiquent que plusieurs cils d'un même niveau transversal participent à la formation d'une baguette. AV : partie antérieure de la cellule = partie postérieure des cinétiques vestibulaires; Dr : côté droit; EE : limite ecto-endoplasmique; PC : fibres postciliaires; T : fibres transverses. $\times 29\ 000$.

FIG. 3. — Coupe longitudinale du fond du vestibule (Ve) et du court cytopharynx (Ph) de *Paraisotricha colpoidea*. Ba : bactéries; CiV : cinétiques vestibulaires; PC : fibres postciliaires; R : rideaux de tubules; T : fibres transverses des cils vestibulaires; VA : vacuole alimentaire en formation. $\times 20\ 000$.

FIG. 4. — *Blepharocorys uncinata* (détail de la fig. 1, Pl. XIII). Coupe transversale du vestibule (Ve). D : face dorsale; Dr : côté droit; G : côté gauche; V : face ventrale dont la paroi contient des fibres réticulées (FR) et des rideaux de tubules (R) issus de la droite des cils vestibulaires. $\times 15\ 000$.

PLANCHE XXIX

FIG. 1. — Coupe longitudinale du vestibule (Ve) de *Blepharocorys uncinata*. La paroi dorsale (D) est garnie de quelques cinétiques obliques; la paroi ventrale (V) est nue. L : lame en éventail; Ma : macronoyau. $\times 6\ 000$.

FIG. 2. — Coupe longitudinale de la paroi ciliée du vestibule de *Paraisotricha colpoidea*, montrant la naissance des rideaux de tubules (R) à partir des cinétosomes des cils vestibulaires. $\times 15\ 000$.

FIG. 3. — *Blepharocorys jubata* : coupe transversale d'une partie du vestibule (Ve). Les fibres réticulées (FR) sont issues des cinétosomes des cils vestibulaires, et se dirigent vers la gauche (G) du vestibule. Ma : macronoyau. $\times 18\ 000$.

FIG. 4. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe transversale des crêtes infundibulaires (CR) garnies de tubules (T). Ba : bactéries épizoïques. $\times 15\ 000$.

FIG. 5. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe transversale du cytostome (Cst), montrant l'origine cinétosomienne des rideaux de tubules (R), et le début du cytopharynx (Ph). $\times 20\ 000$.

FIG. 6. — *Cycloposthium bipalmatum* (détail de la fig. 4, Pl. XXX). Coupe longitudinale dans le début de l'appareil digestif, comprenant le cytostome (Cst), et le cytopharynx (Ph) bordé par la limite ecto-endoplasmique (EE) et par de nombreux némademes (N). D : face dorsale; M : mitochondries; V : face ventrale. $\times 22\ 000$.

PLANCHE XXX

FIG. 1. — Coupe longitudinale dans l'extrémité antérieure de *Cycloposthium bipalmatum*. Le ciliophore (Cil) est invaginé. L'incidence de coupe donne l'impression que le cytostome est dorsal, alors que la coupe intéresse déjà le cytopharynx (Ph). NE : némademes formant la paroi pharyngienne et la nasse (Na) dont la paroi ventrale s'interrompt (PV); NI : némademes intérieurs au cytopharynx; R : rideaux de tubules. $\times 6\ 500$.

FIG. 2. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure de *Cycloposthium bipalmatum*. Le ciliophore (Cil) invaginé montre cependant, à partir du cytostome (Cst), le trajet oblique du cytopharynx (Ph) bordé de rideaux de tubules. Na : nasse pharyngienne. $\times 4\ 400$.

FIG. 3. — Coupe longitudinale du cytopharynx de *Cycloposthium bipalmatum*, et du début de la nasse pharyngienne. N : némademes périphériques; SP : cytoplasme stomo-pharyngien vésiculeux. $\times 17\ 500$.

FIG. 4. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe longitudinale dans le ciliophore (Cil) dévaginé, bourré de mitochondries (M). AV : extrémité antérieure; CR : crêtes infundibulaires; Cst : cytostome; D : face dorsale; I : infundibulum; N : némademes; Ph : cytopharynx; S : syncils; V : face ventrale. $\times 5\ 400$.

PLANCHE XXXI

FIG. 1. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe longitudinale de l'entrée du cytostome (Cst) bordée de rideaux (R), puis d'une partie du cytopharynx (Ph) dont la paroi contient des némademes (N) et des tubules épars (T). $\times 25\ 000$.

FIG. 2. — Lamelles de la nasse pharyngienne de *Cycloposthium bipalmatum* en coupe transversale. Les paquets de tubules (T) sont des némademes issus des cils du ciliophore. EE : limite ecto-endoplasmique; Pl : plaque squelettique. $\times 70\ 000$.

FIG. 3. — *Ophryoscolecidae* : coupe longitudinale de la moitié antérieure de la cellule, montrant que les cils de la frange adorale peuvent pénétrer très loin dans l'appareil digestif, en constituant une sorte de ciliature vestibulaire (Ve). I : infundibulum. $\times 6\ 250$.

FIG. 4. — *Cycloposthium bipalmatum* : coupe oblique du ciliophore (Cil). La paroi du cytopharynx (Ph) est constituée par la limite ecto-endoplasmique (EE) et contient de nombreux némademes épars (N). Puis, passage à la nasse pharyngienne (Na), dont la paroi s'arrange en lamelles (La) composées par des némademes et bordées par la limite ecto-endoplasmique. Mo : motorium. $\times 4\ 250$.

DEUXIEME THESE

« LE METABOLISME DES CILIES DU RUMEN »

VU ET APPROUVÉ :

Clermont-Ferrand, le 2 février 1966.

*Le Doyen de la Faculté des Sciences
de Clermont-Ferrand :*

M. ROQUES.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

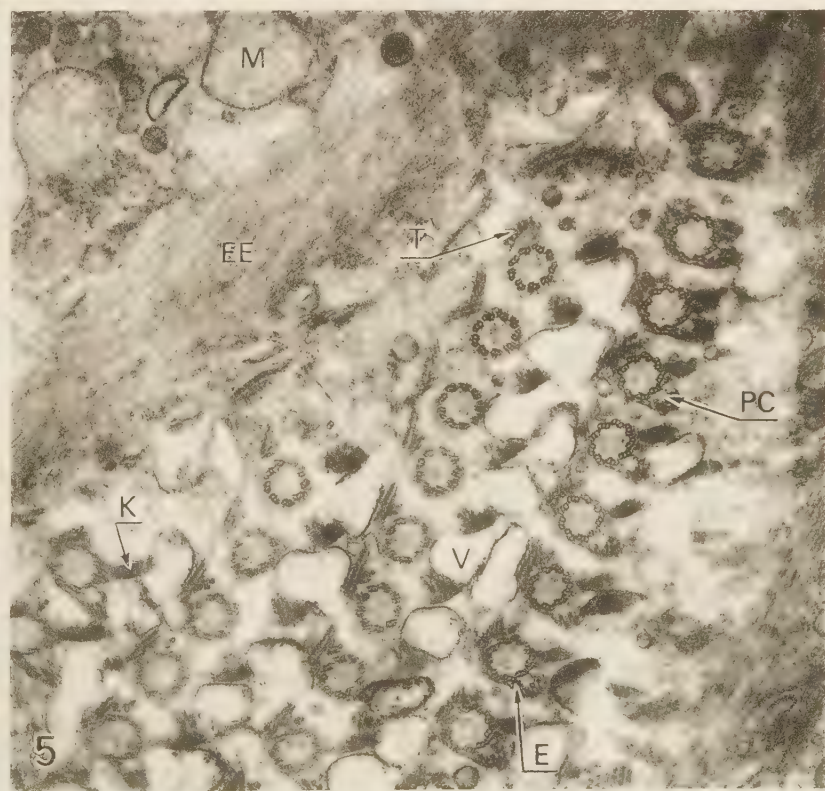
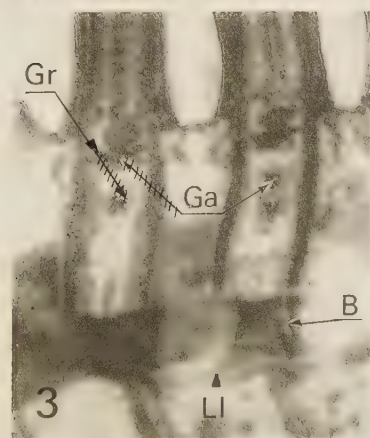
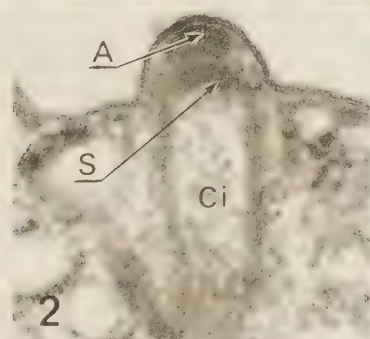
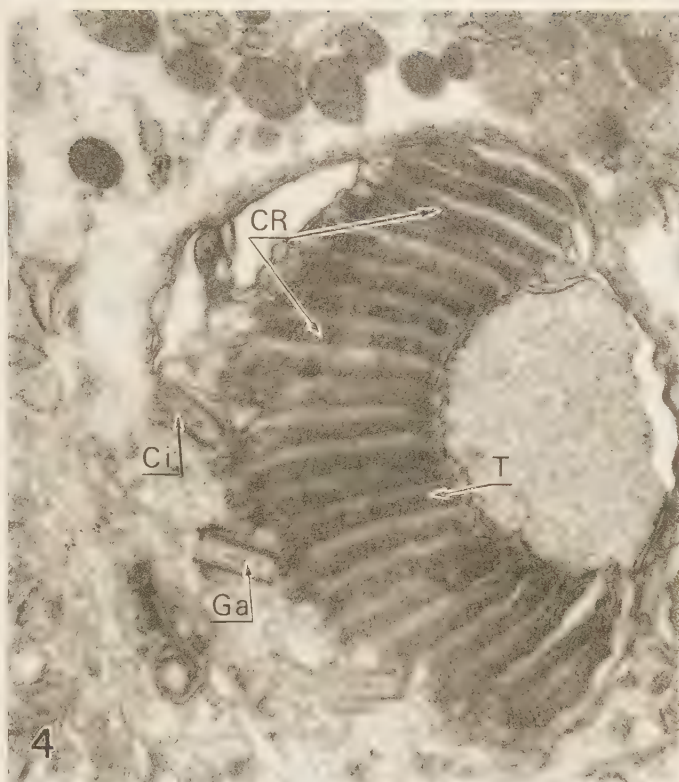
Clermont-Ferrand, le 4 février 1966.

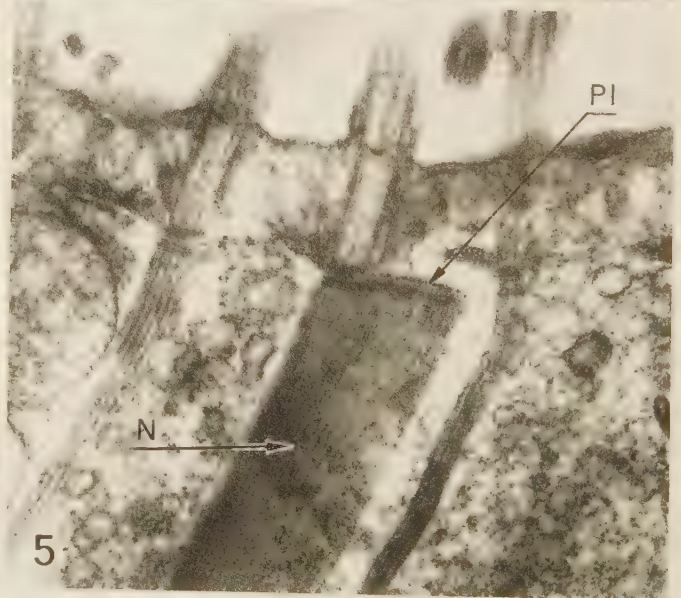
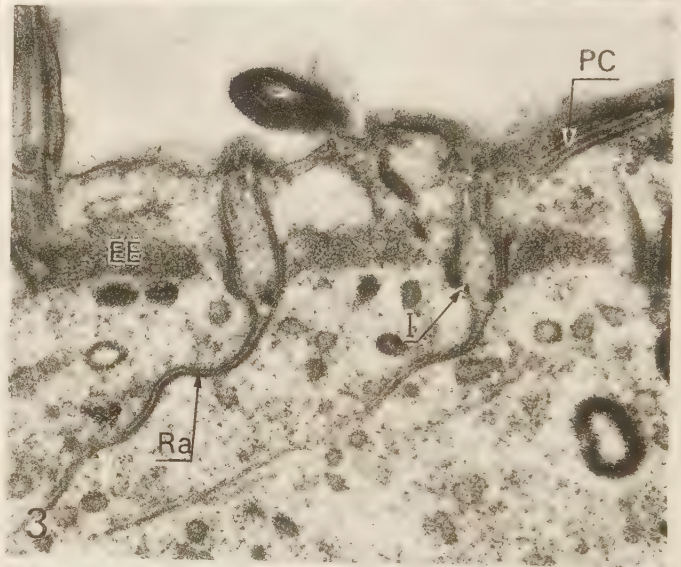
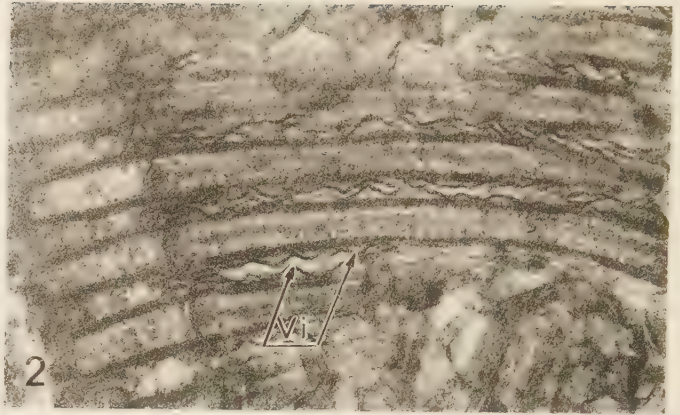
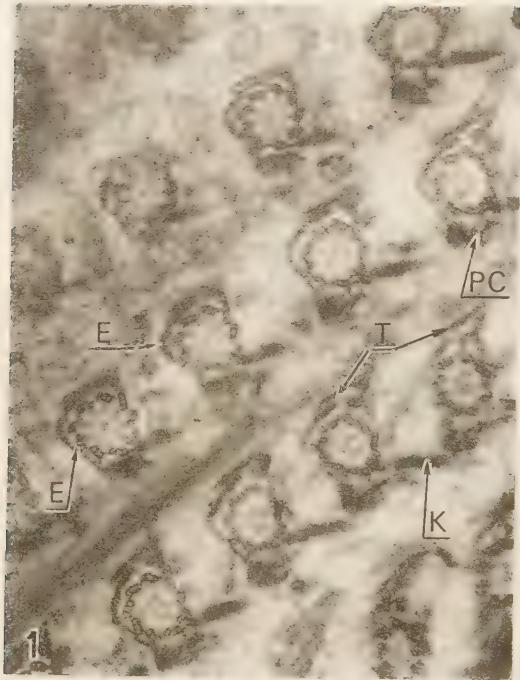
*Le Recteur
de l'Académie de Clermont-Ferrand :*

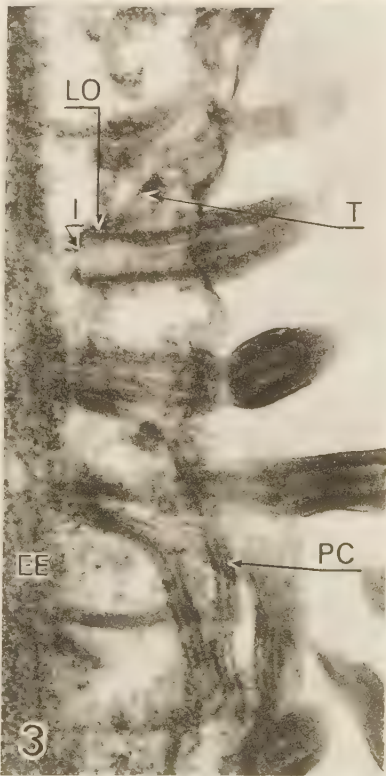
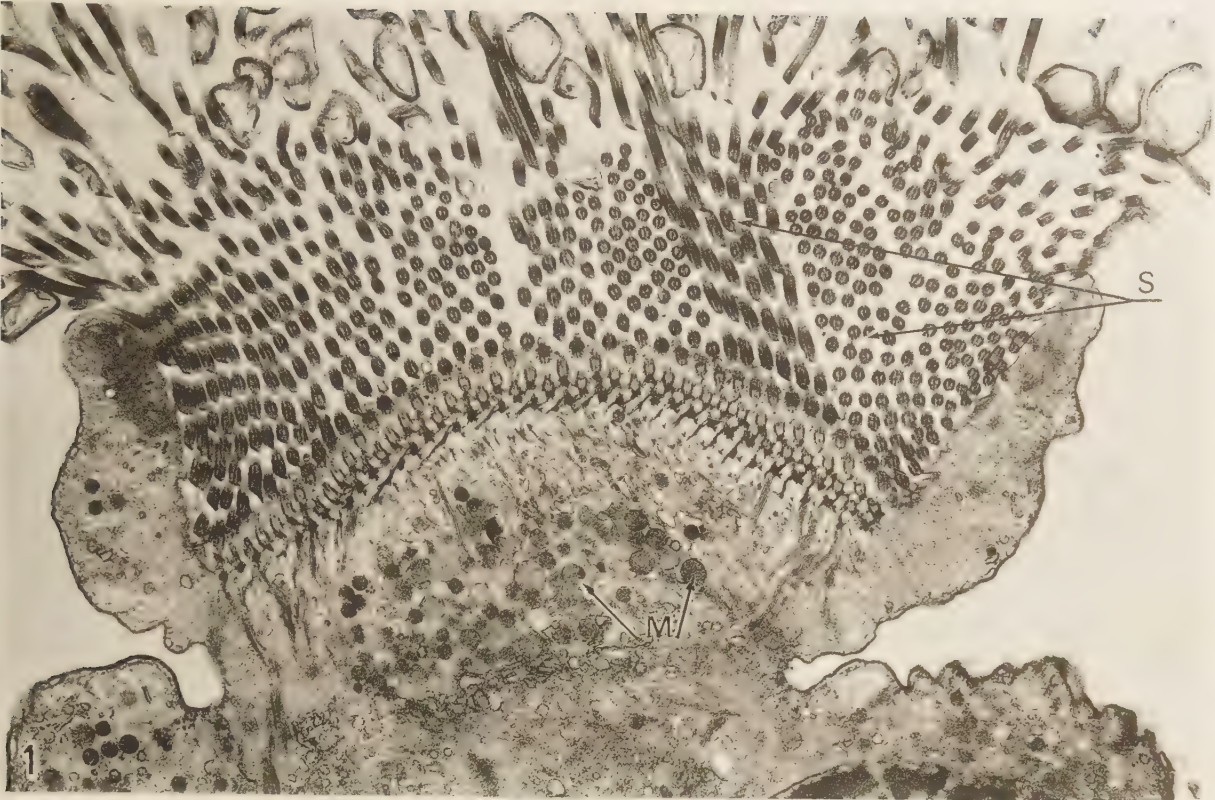
E. LAPALUS.

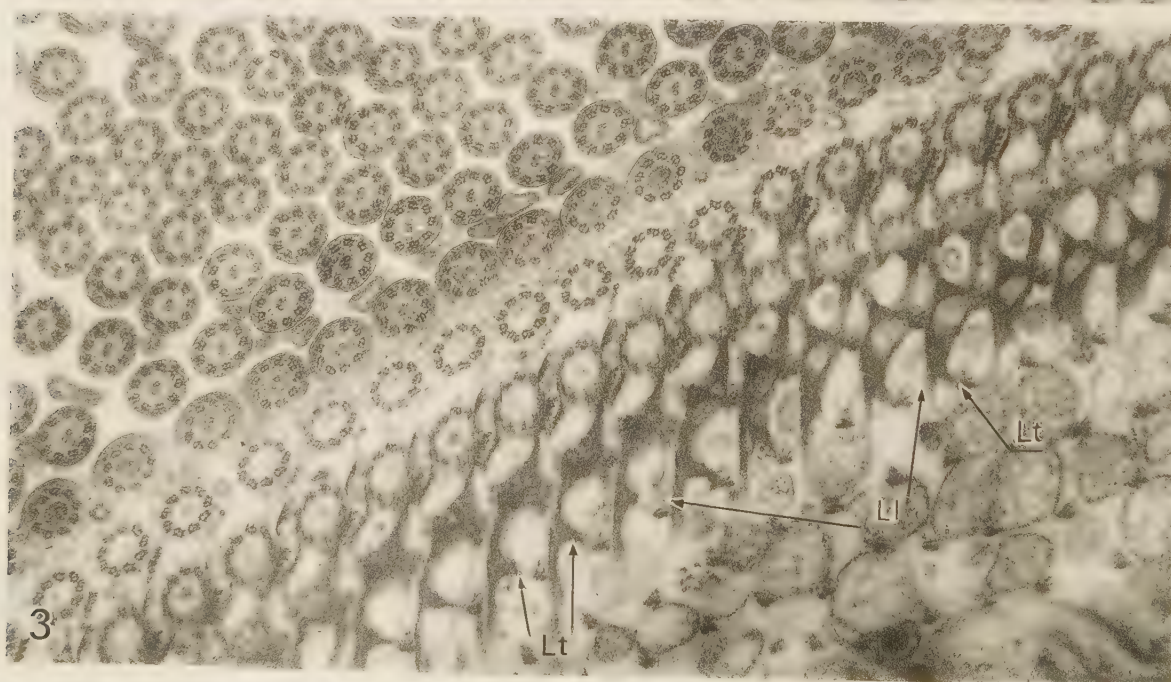
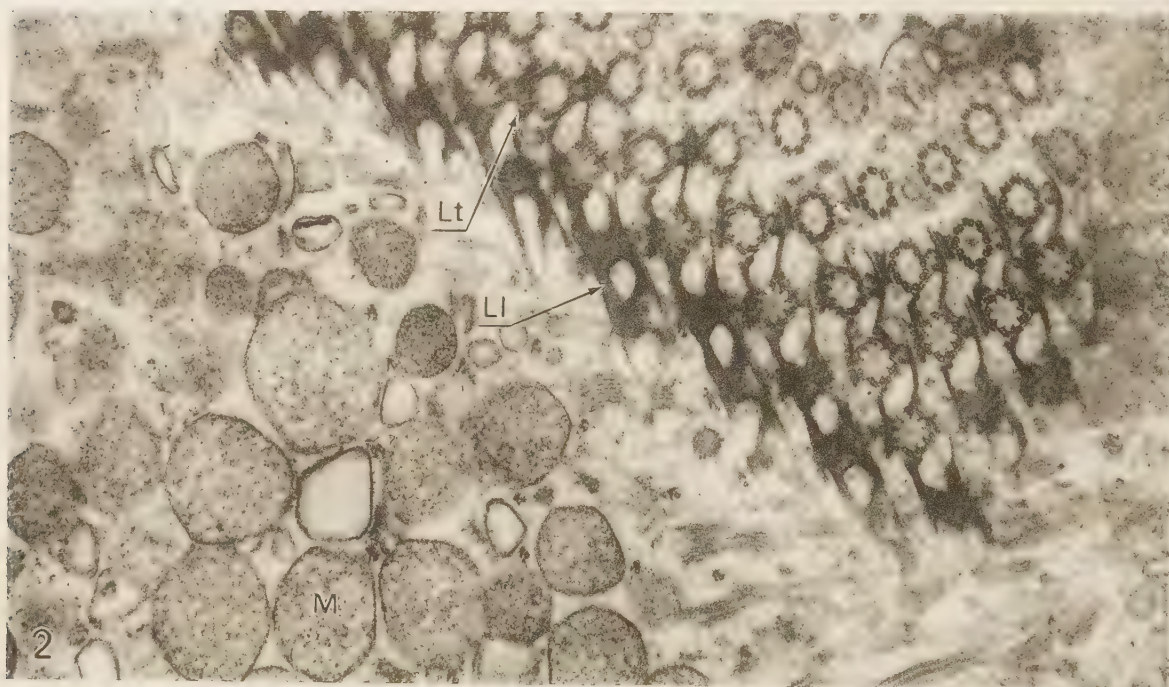
IMPRIMERIE LOUIS-JEAN - GAP

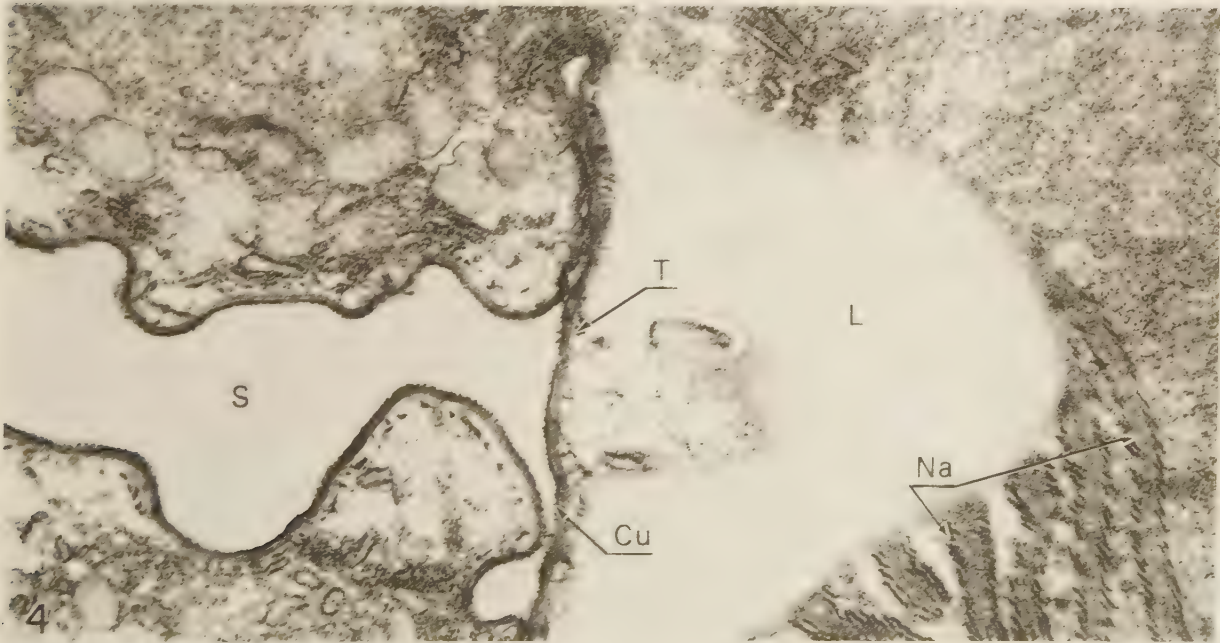
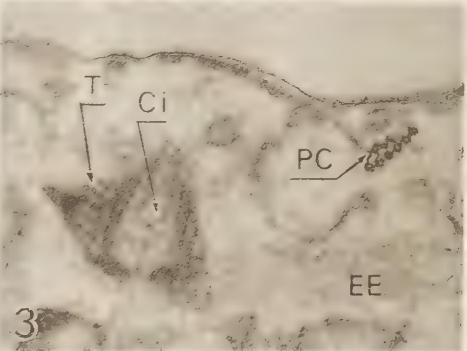
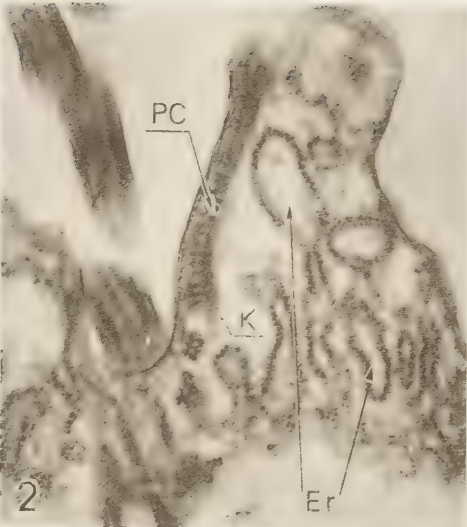
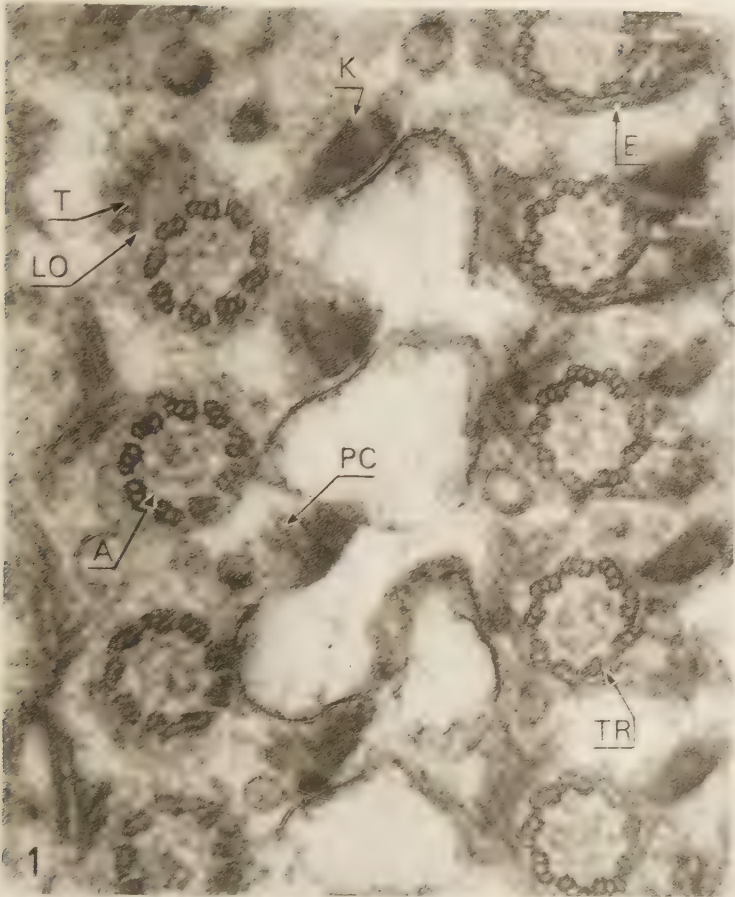
Dépôt légal N° 130 - 1966

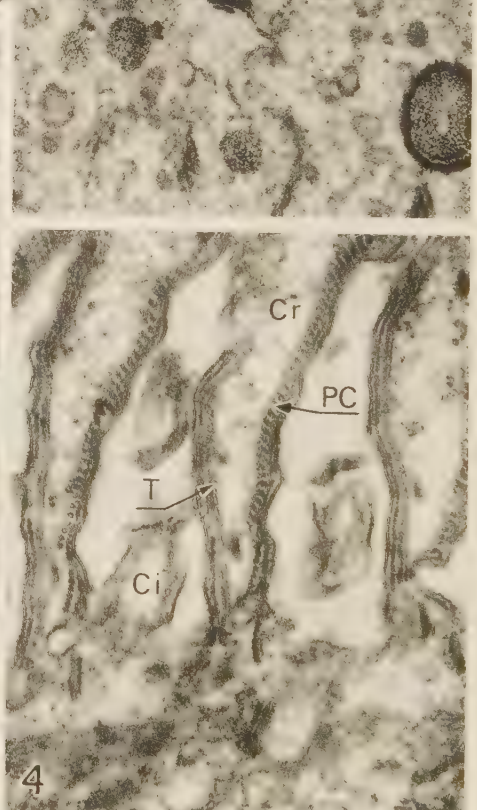
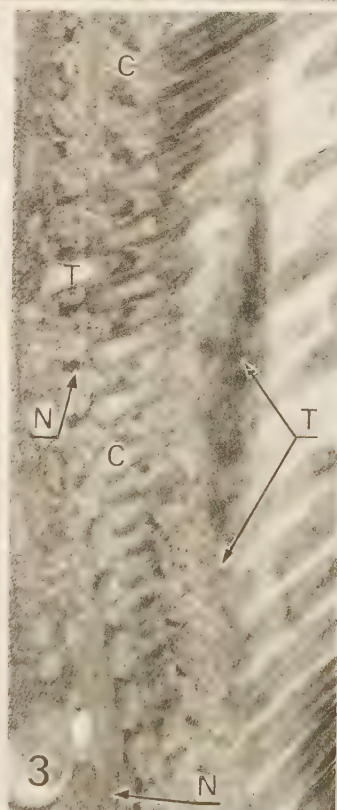
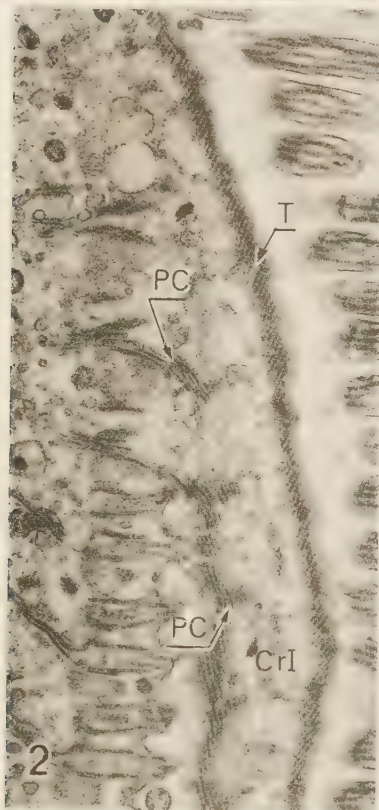
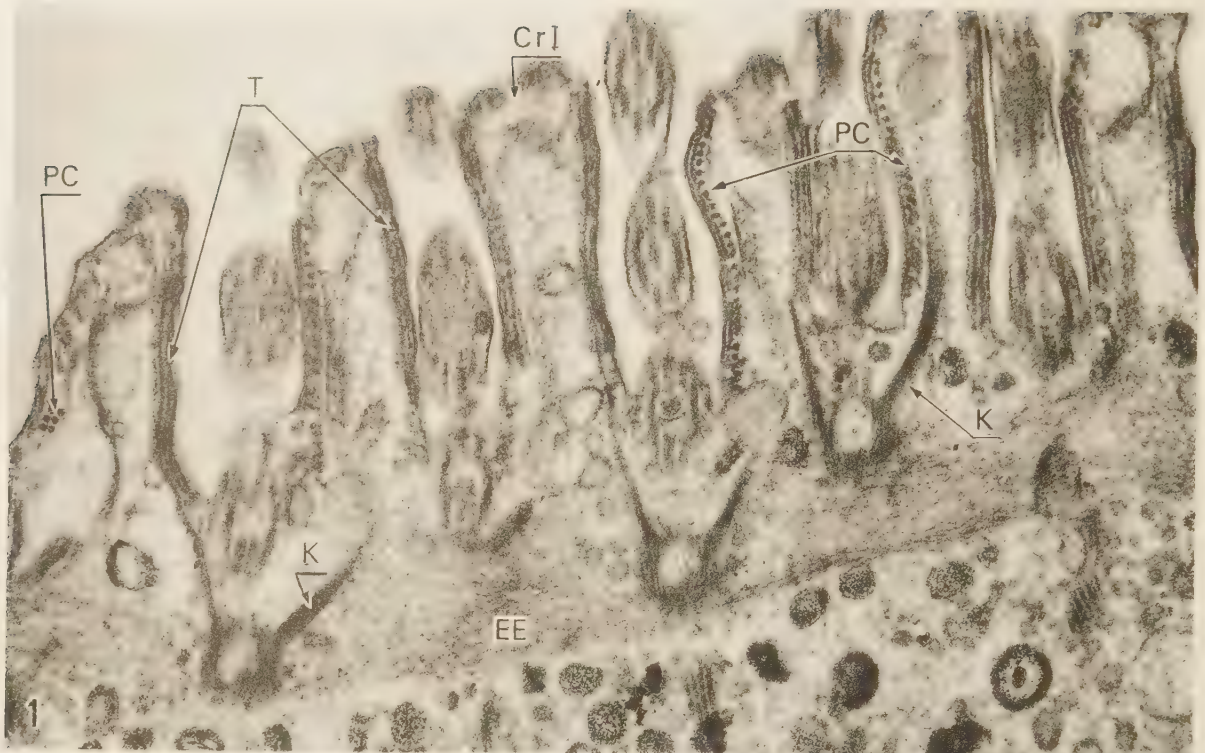


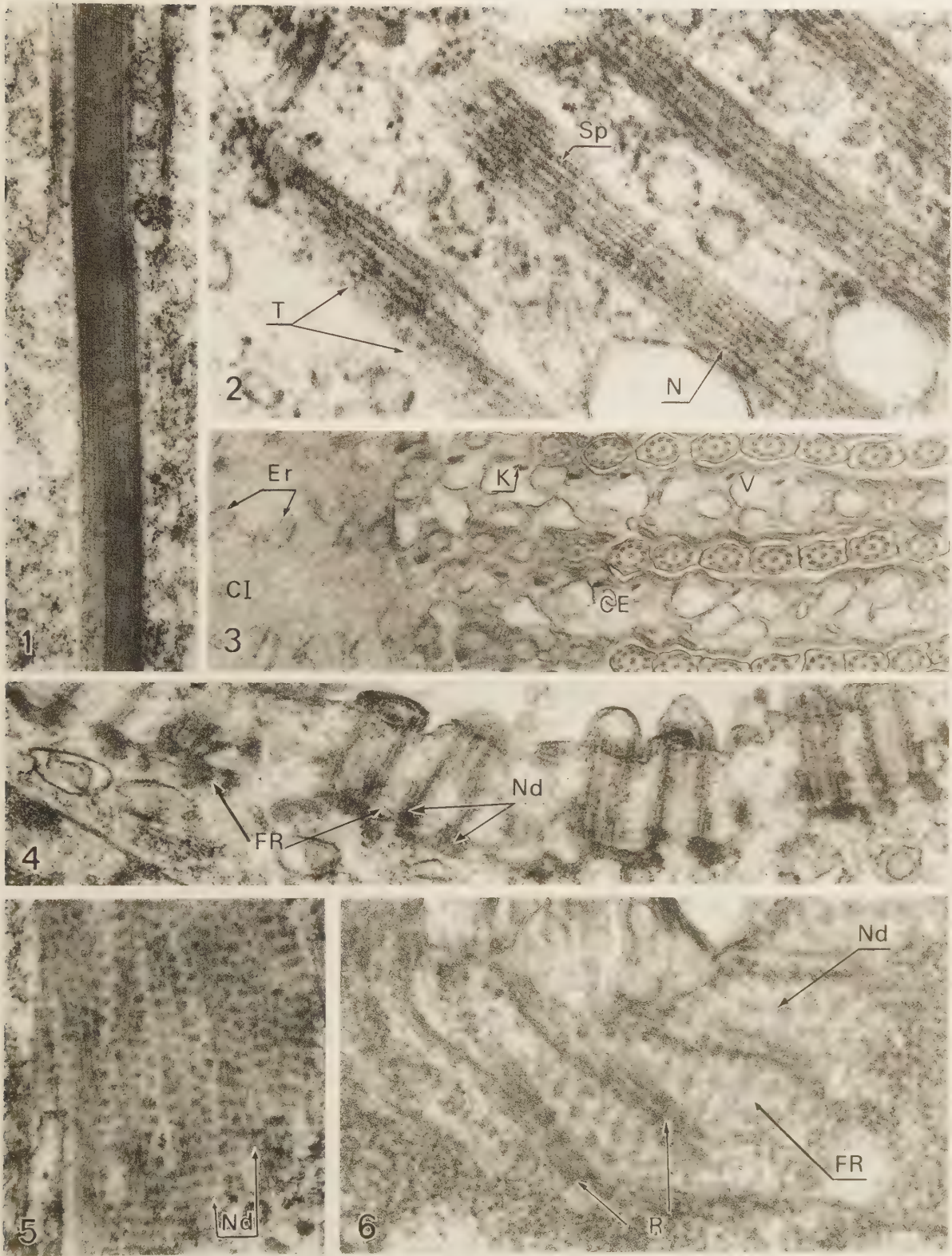


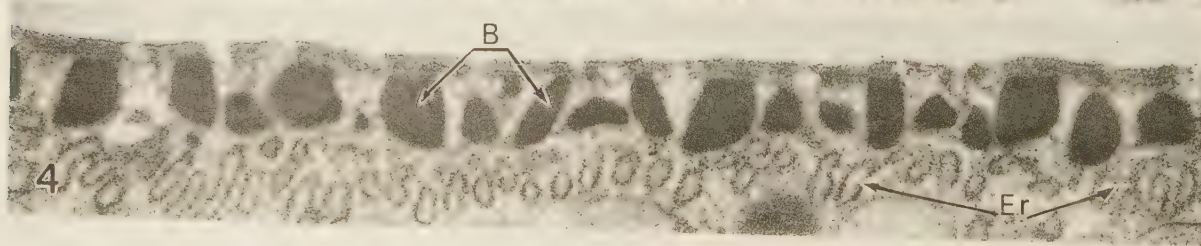
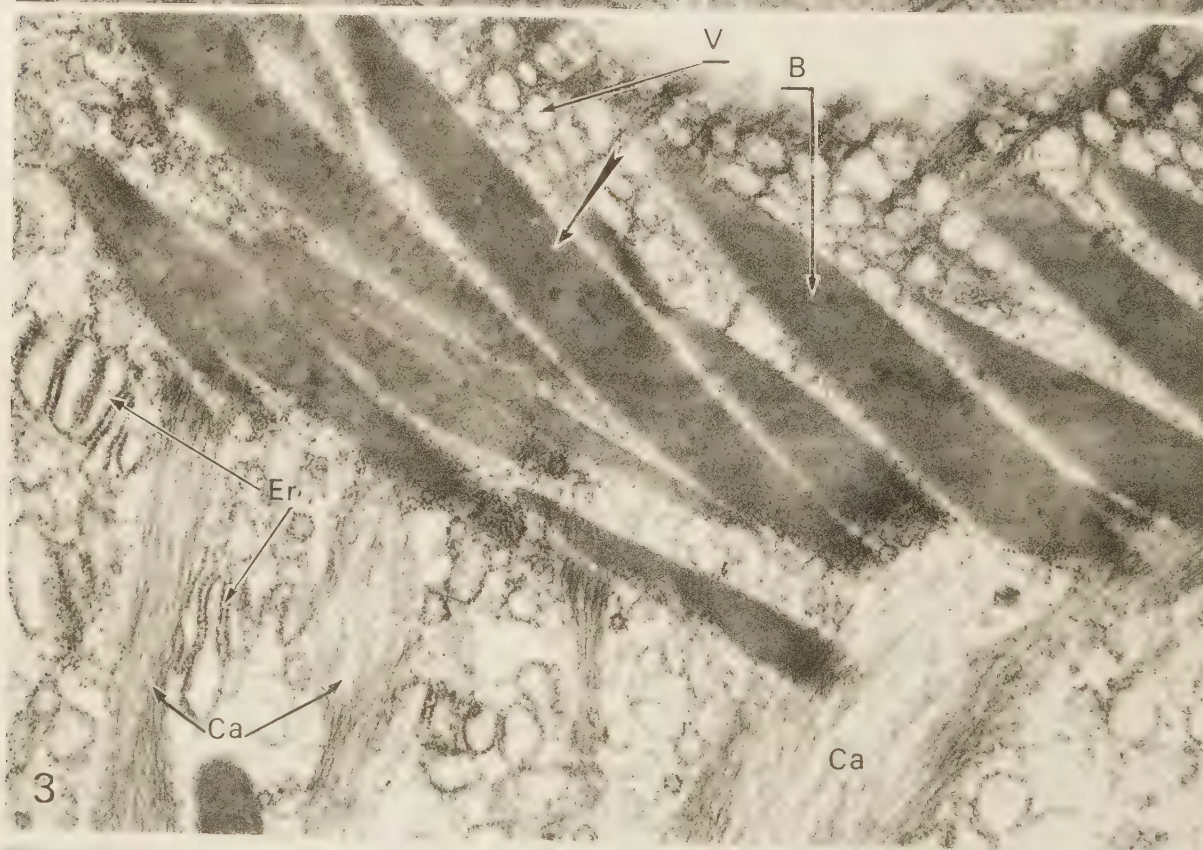
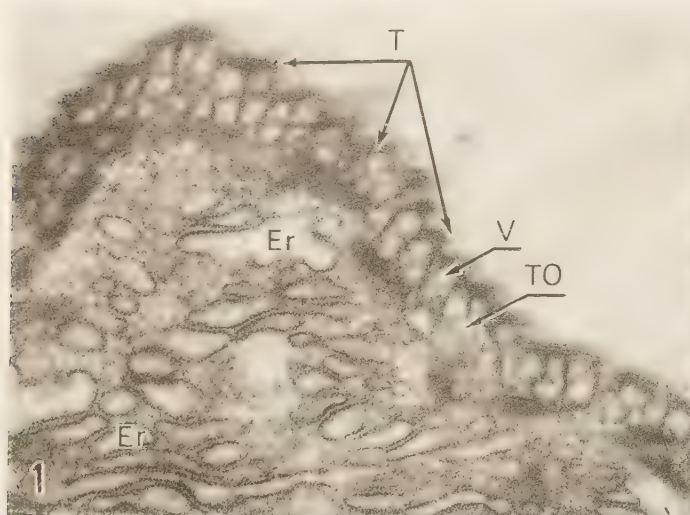


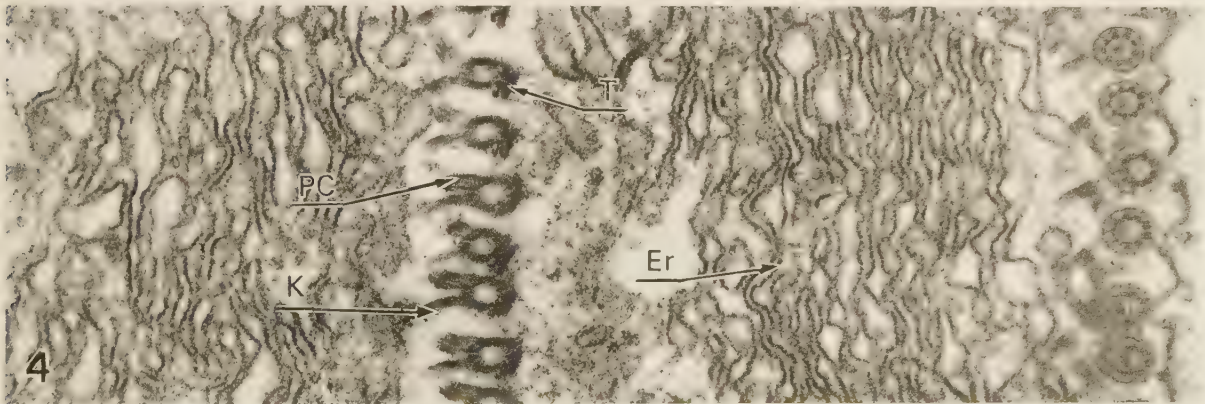
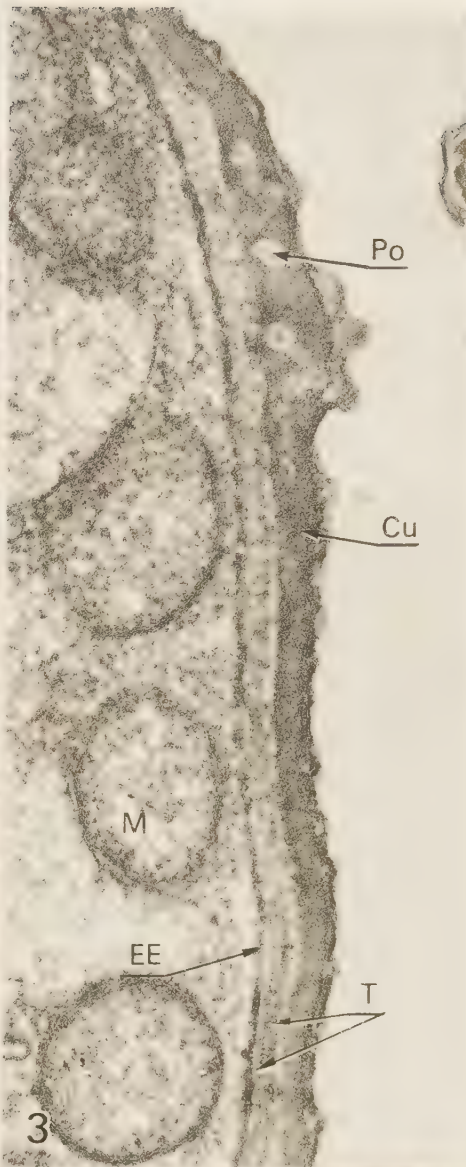
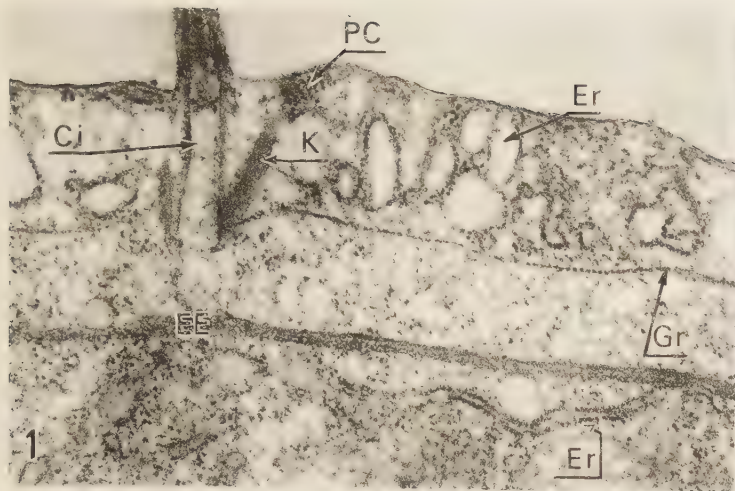


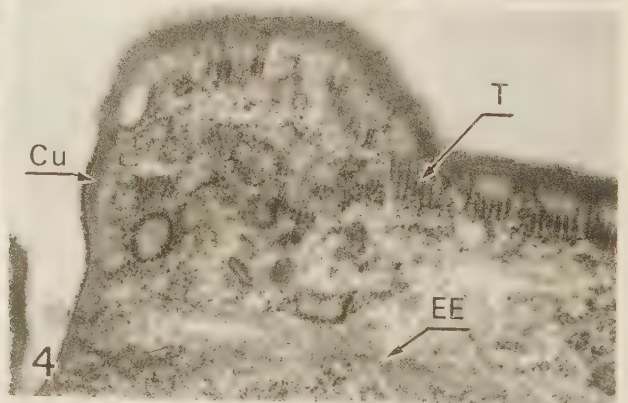
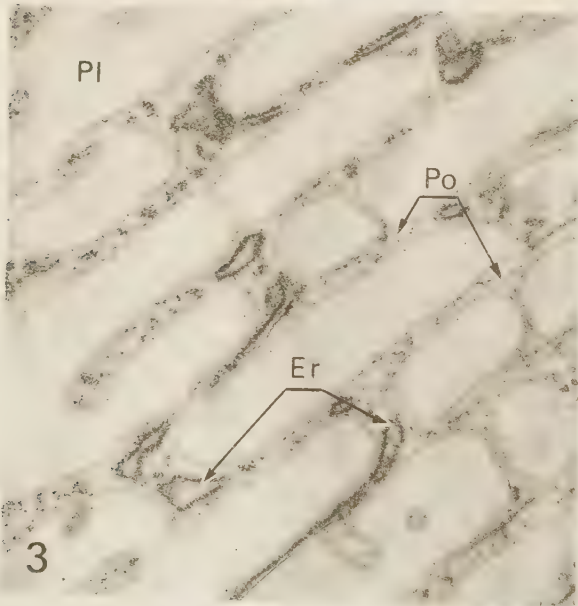
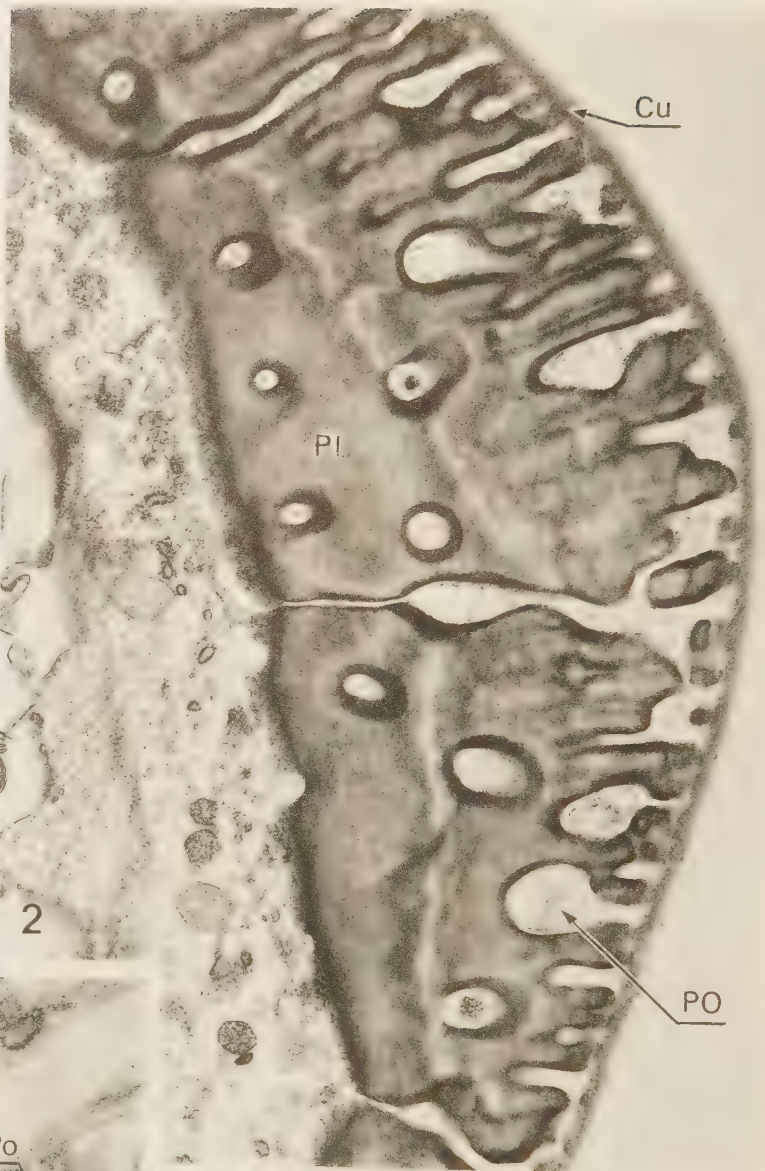
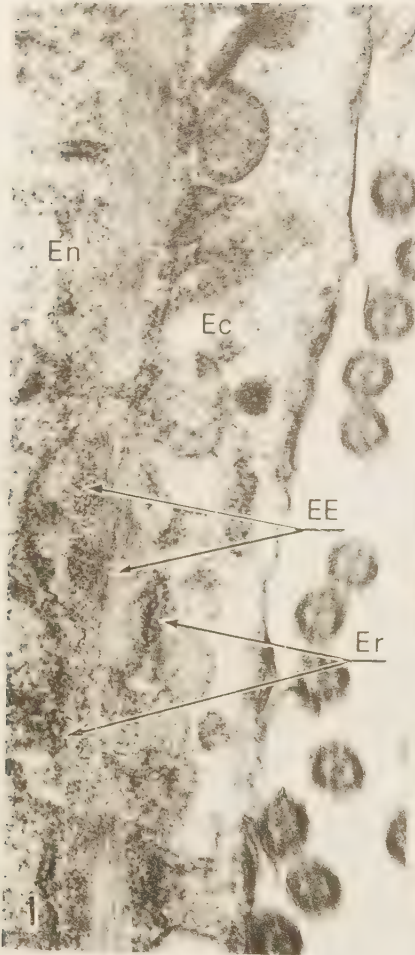


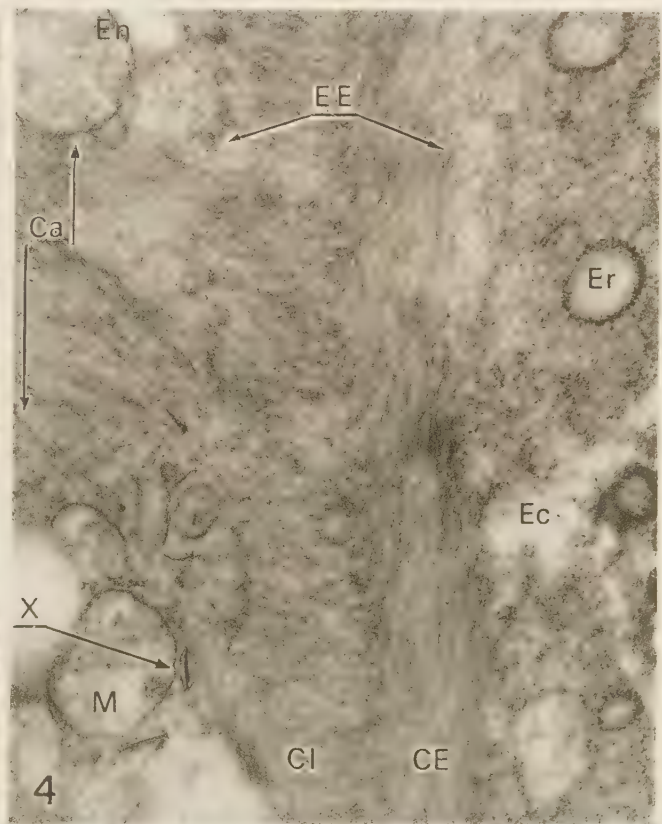
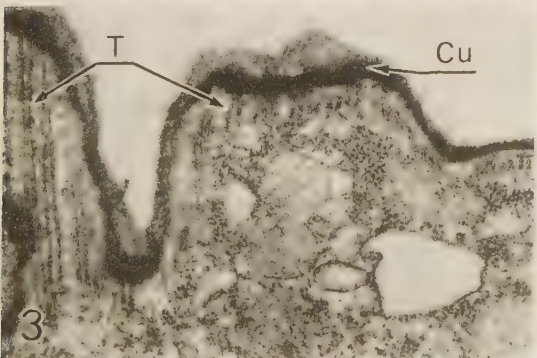
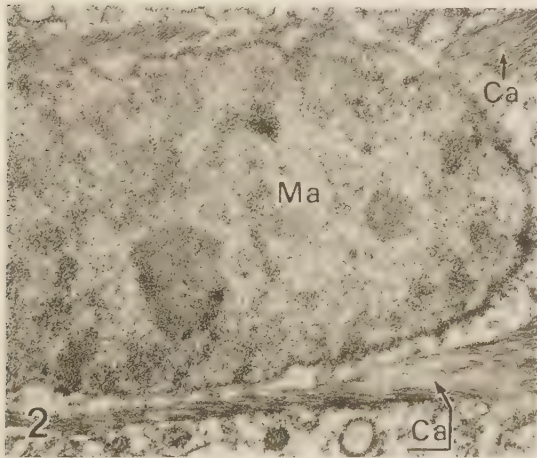
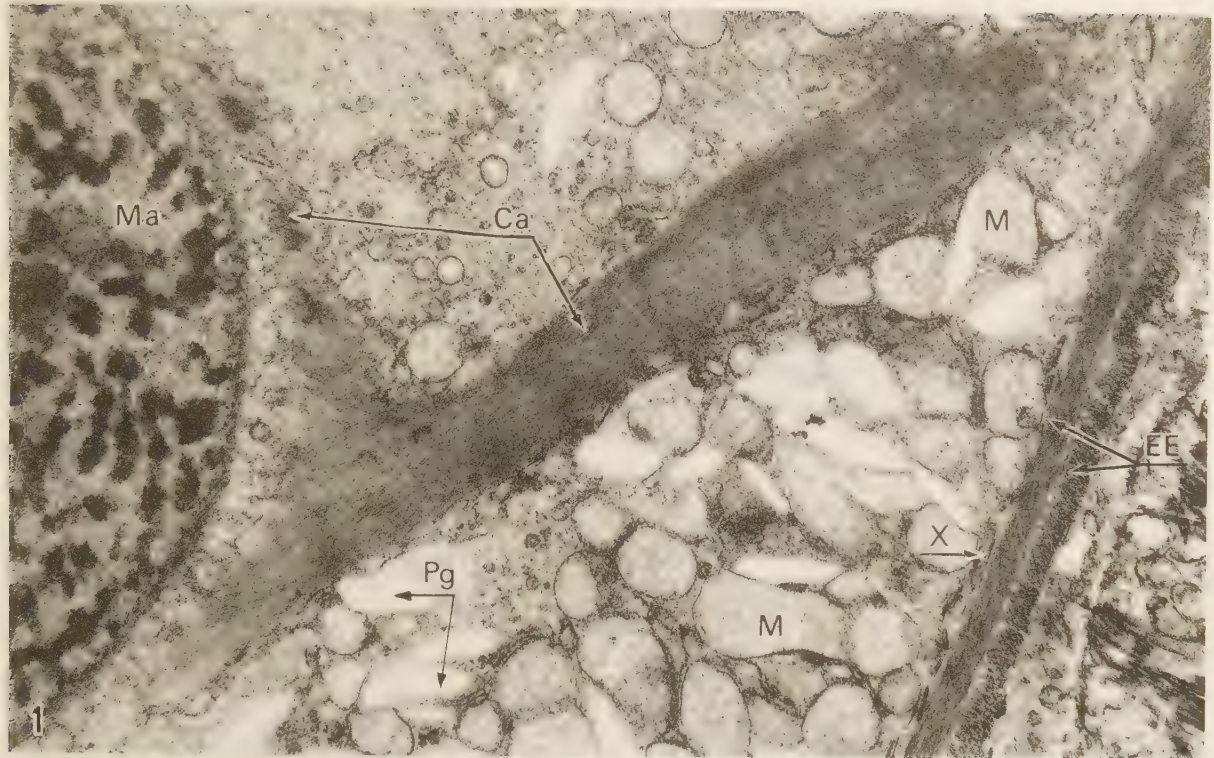


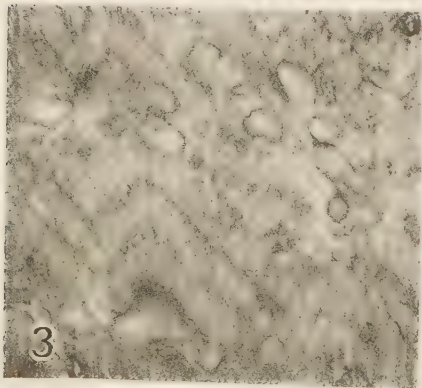
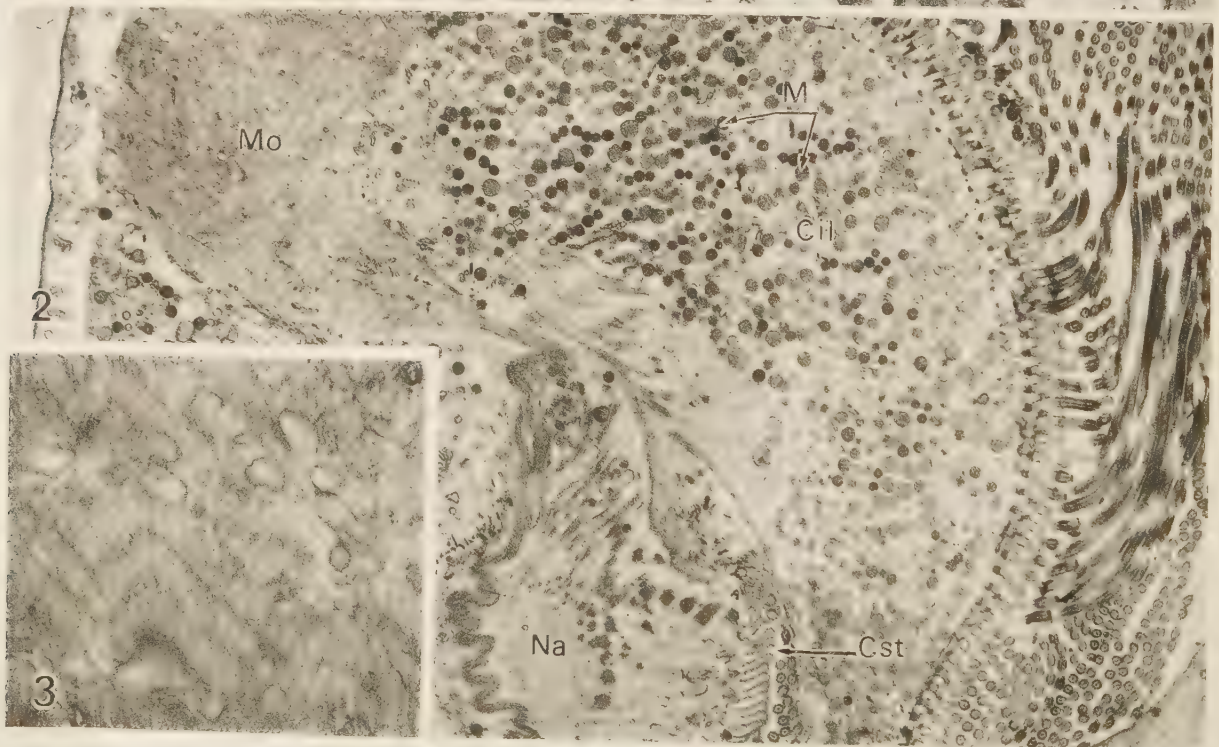
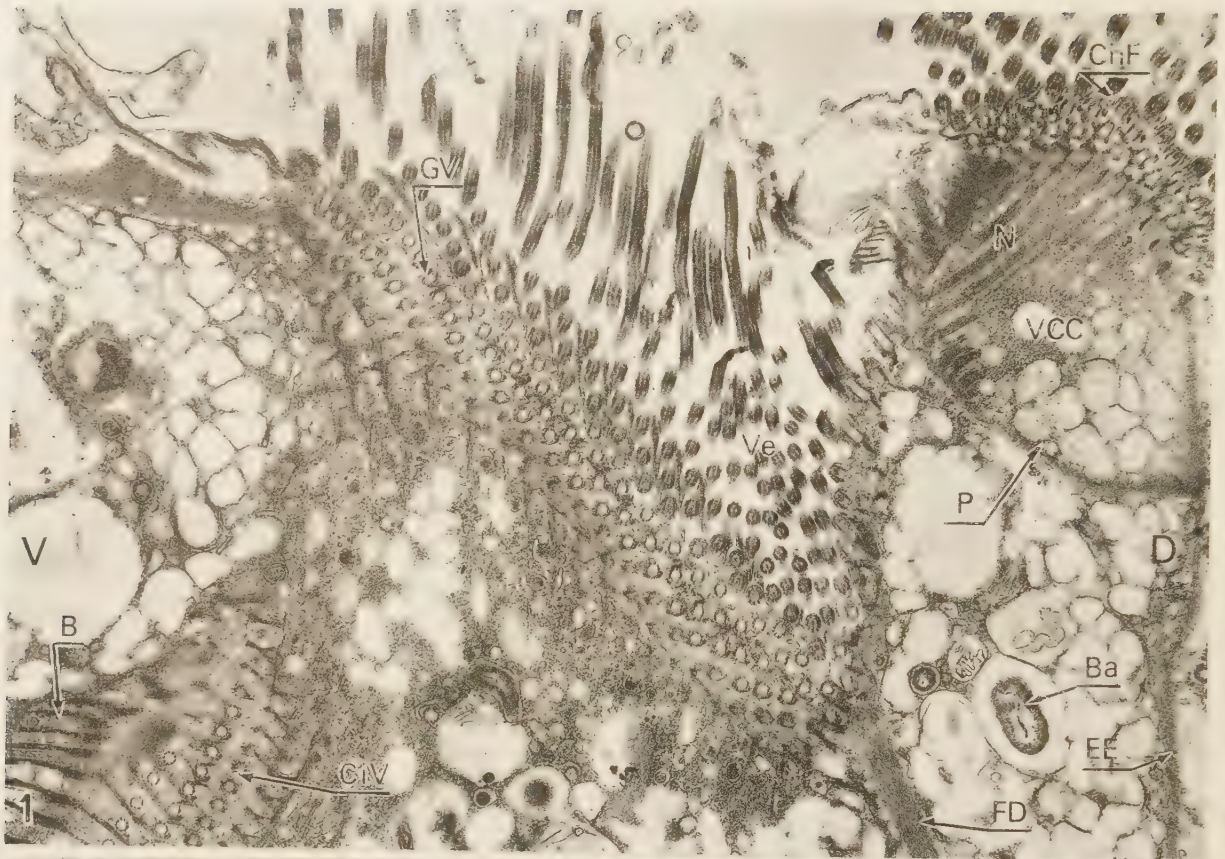




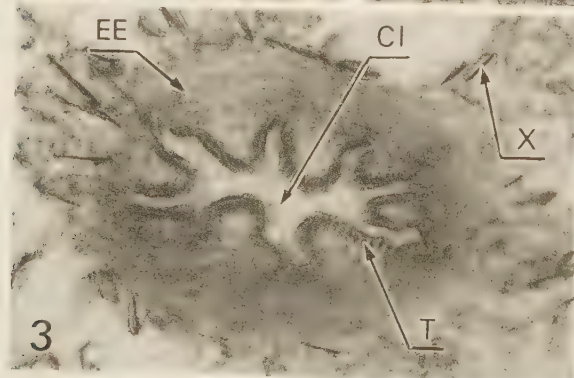
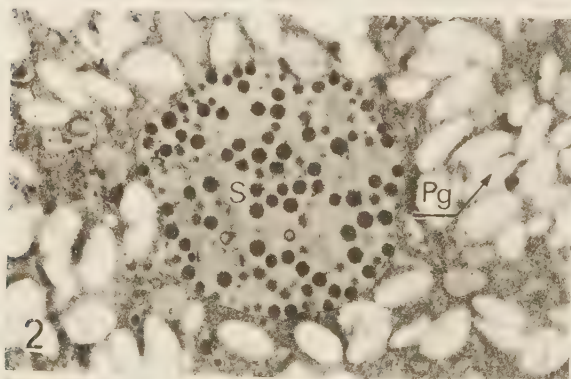
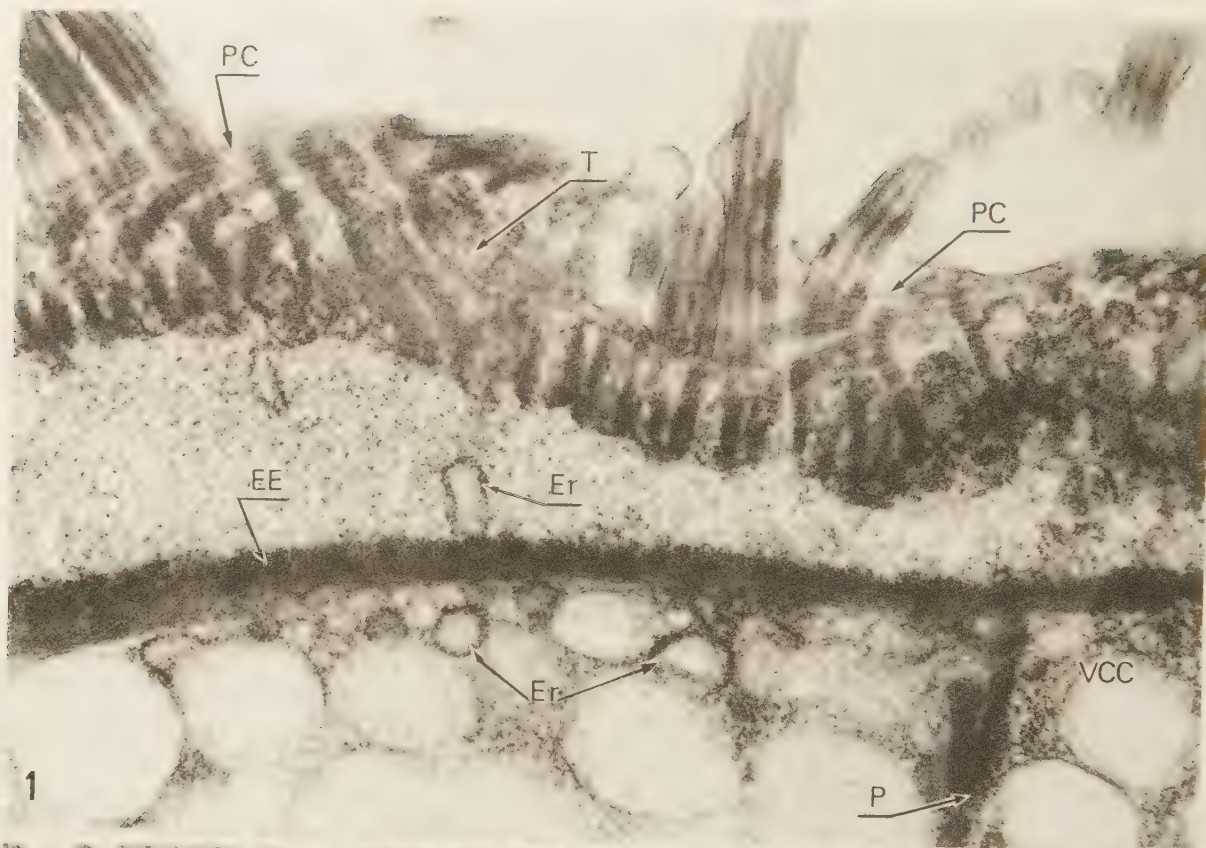


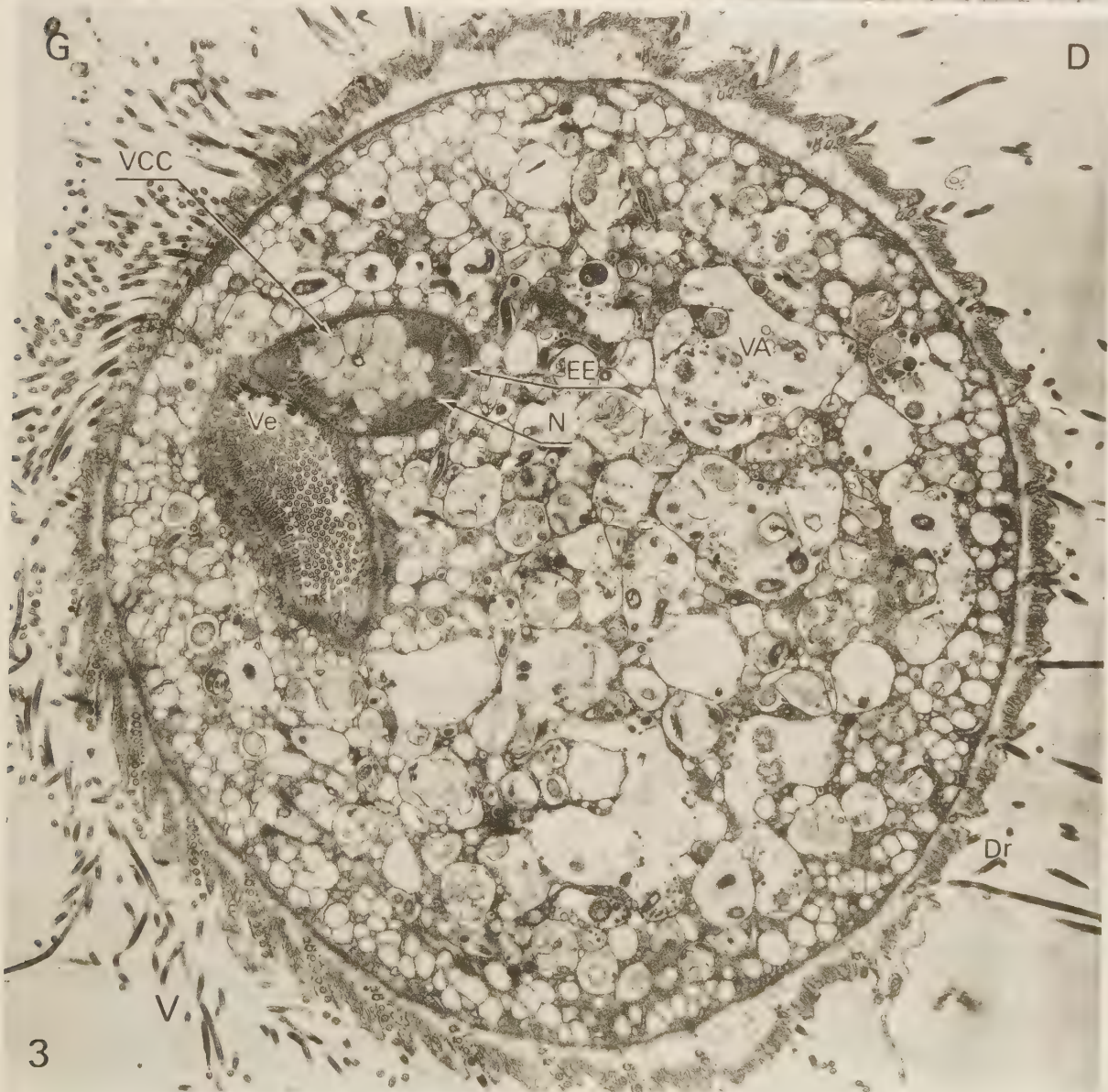
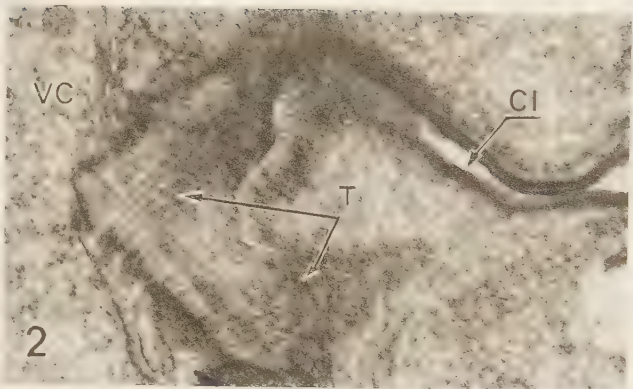
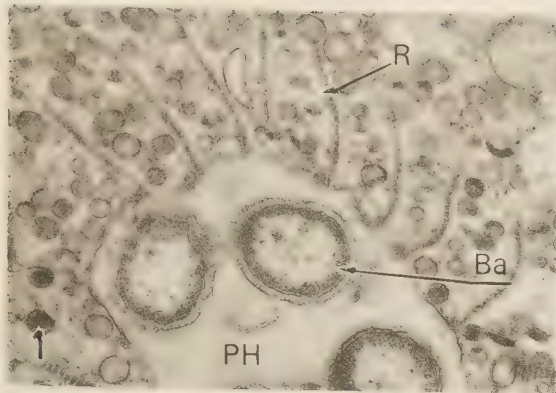


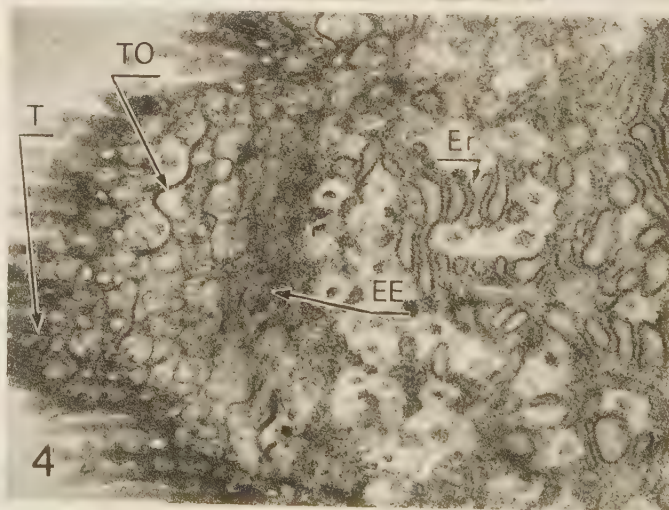
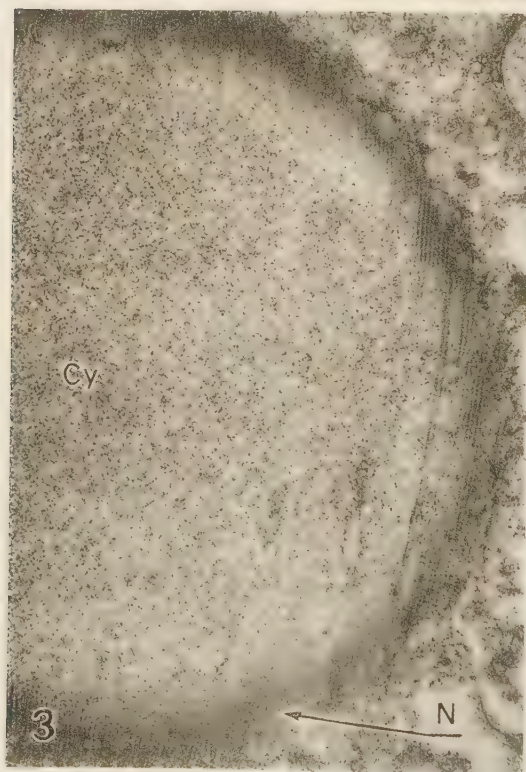
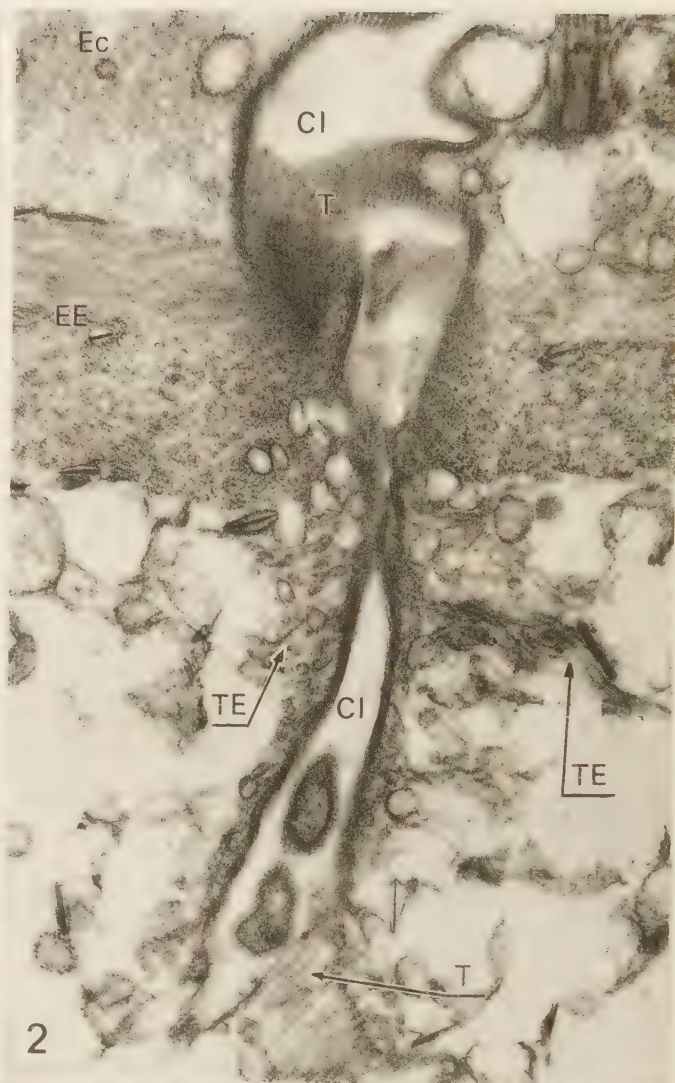
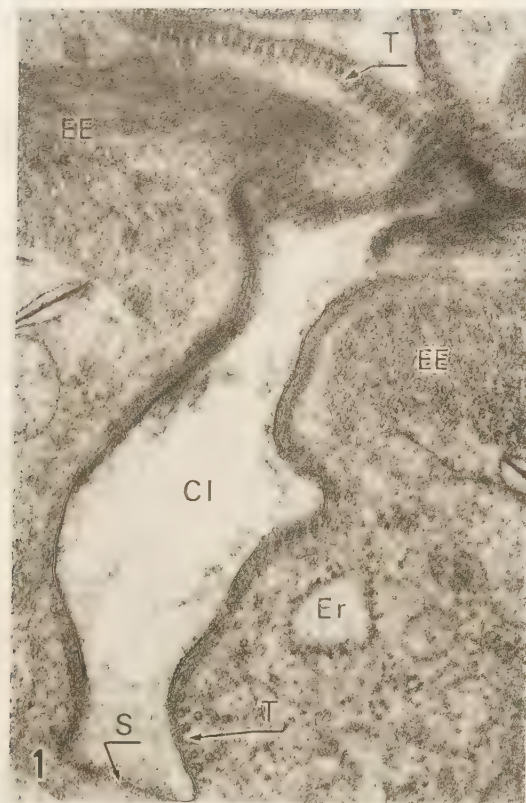


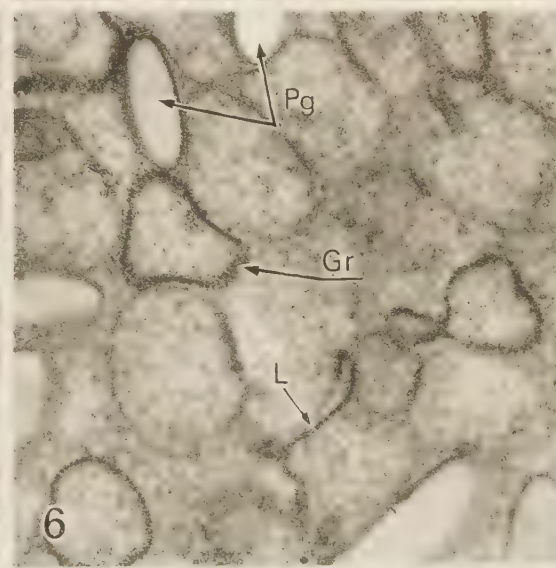
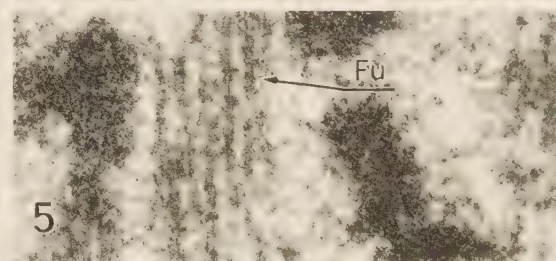
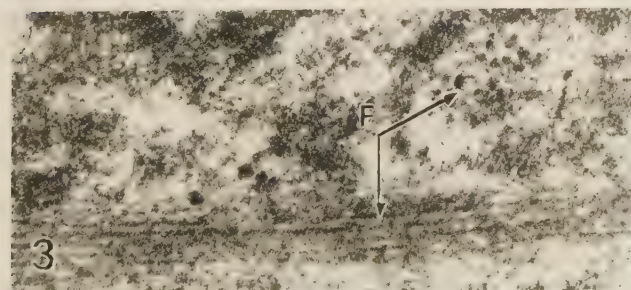


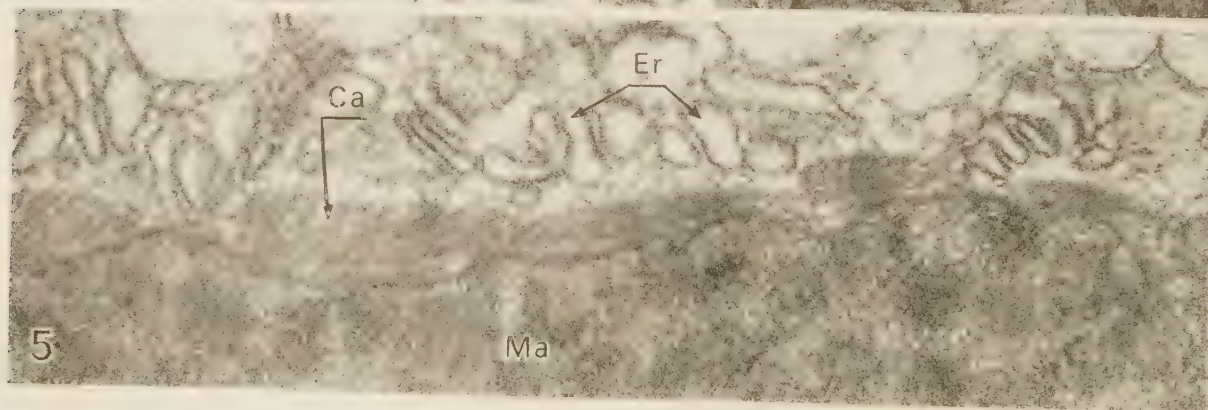
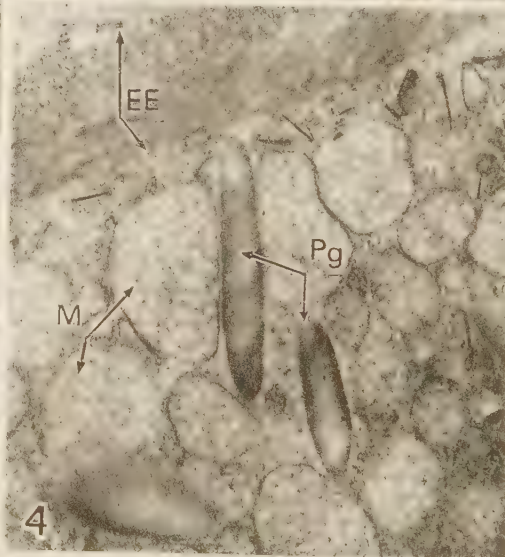
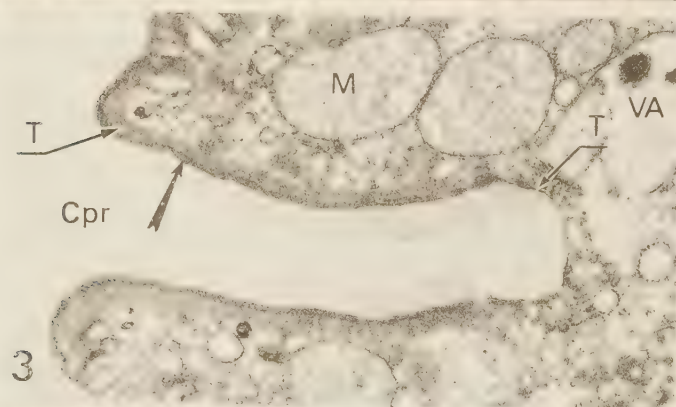
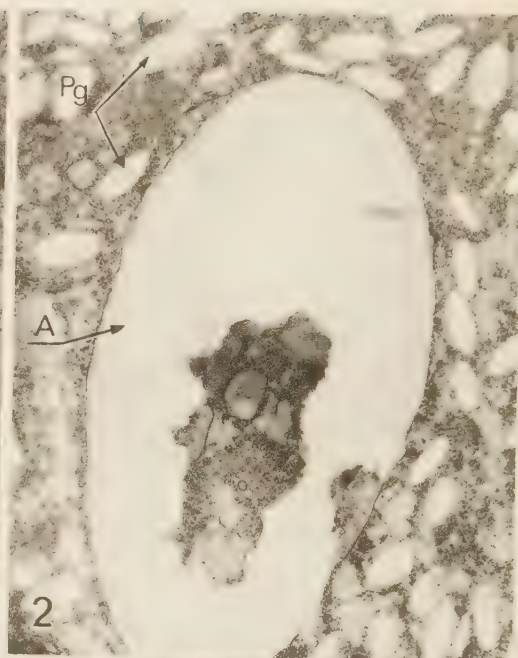
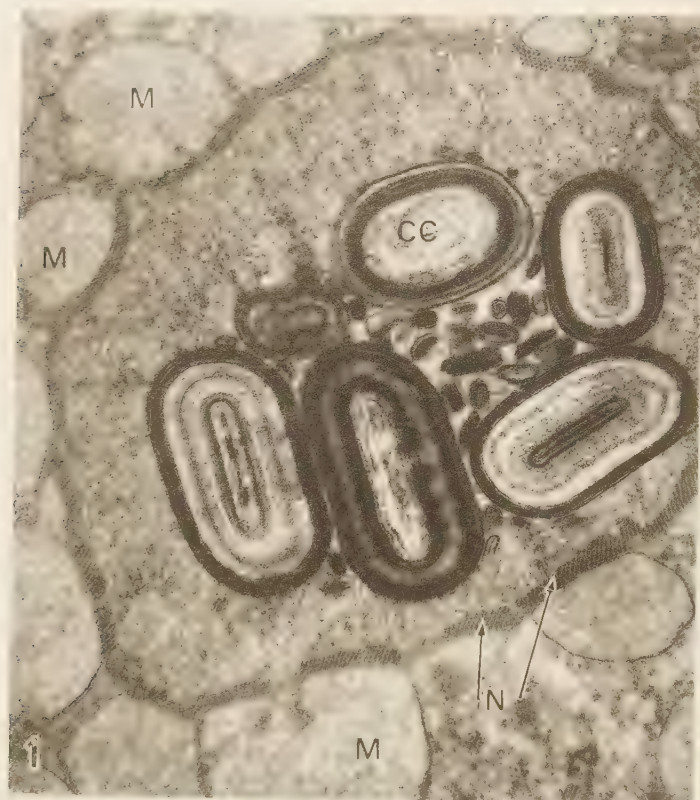


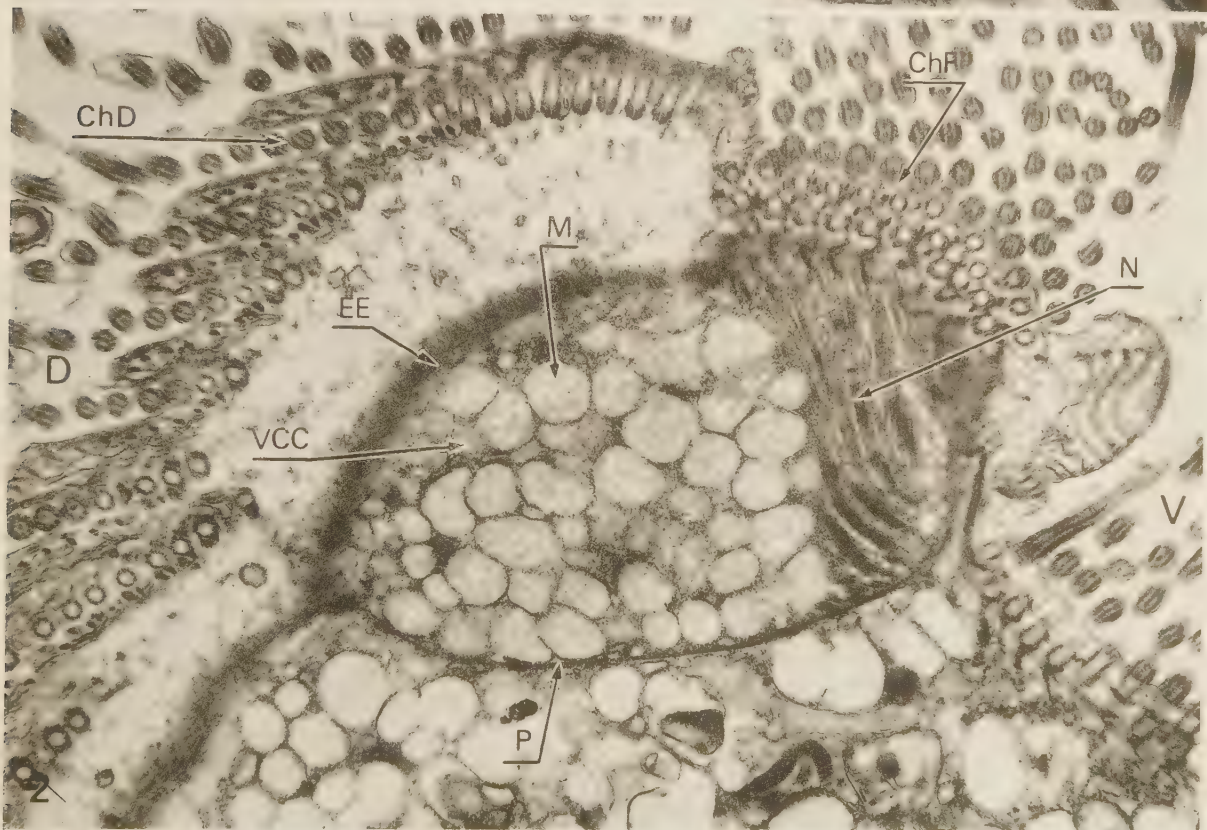
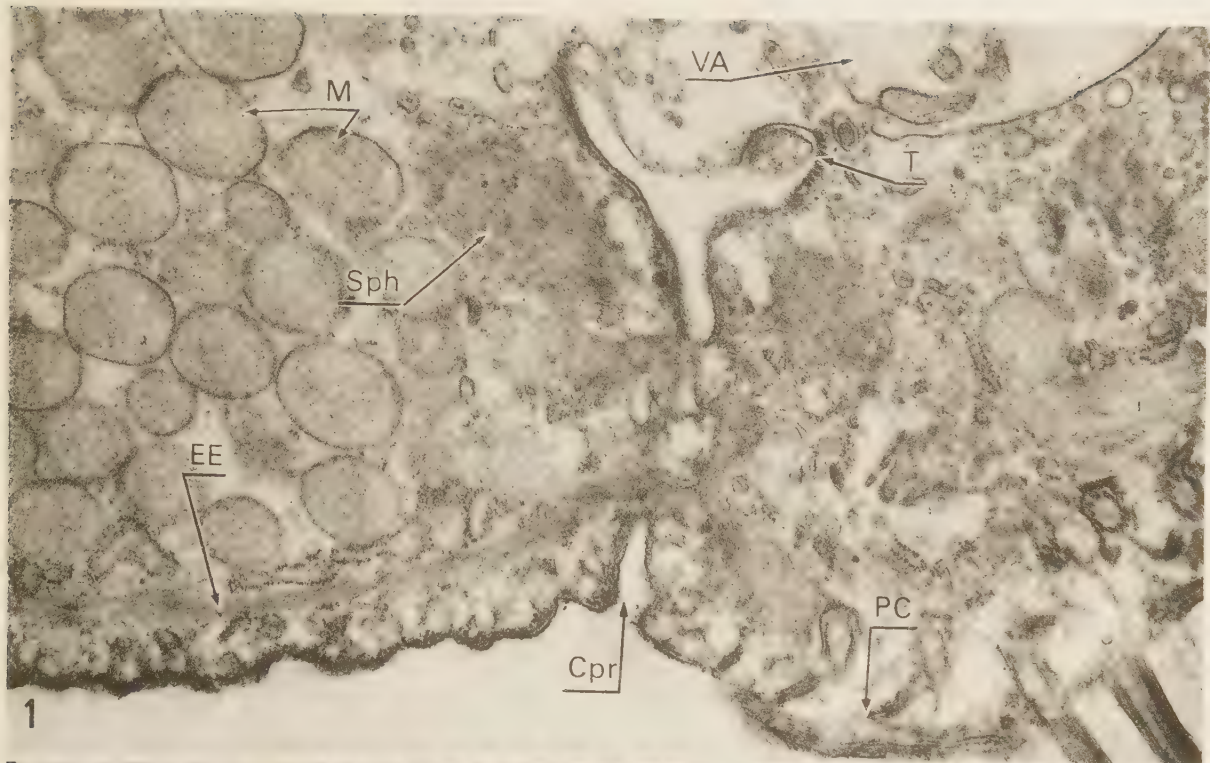


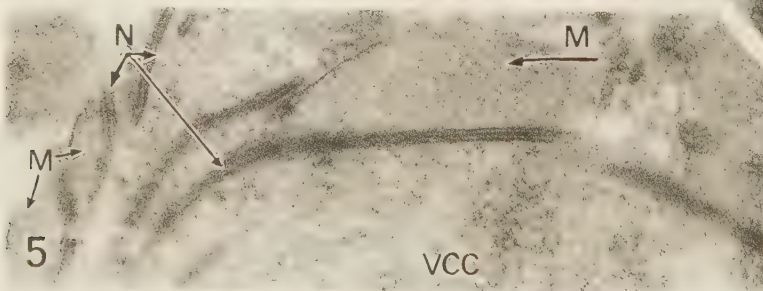
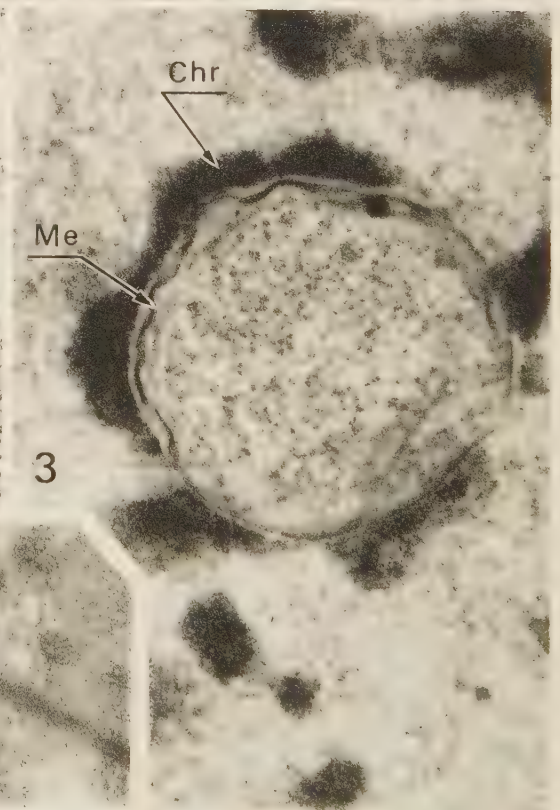
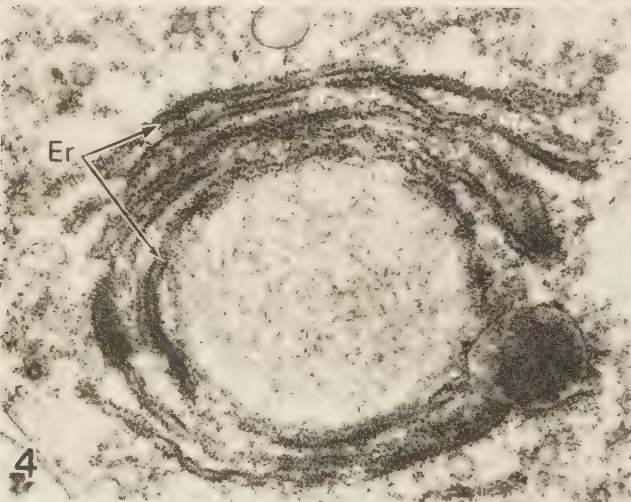
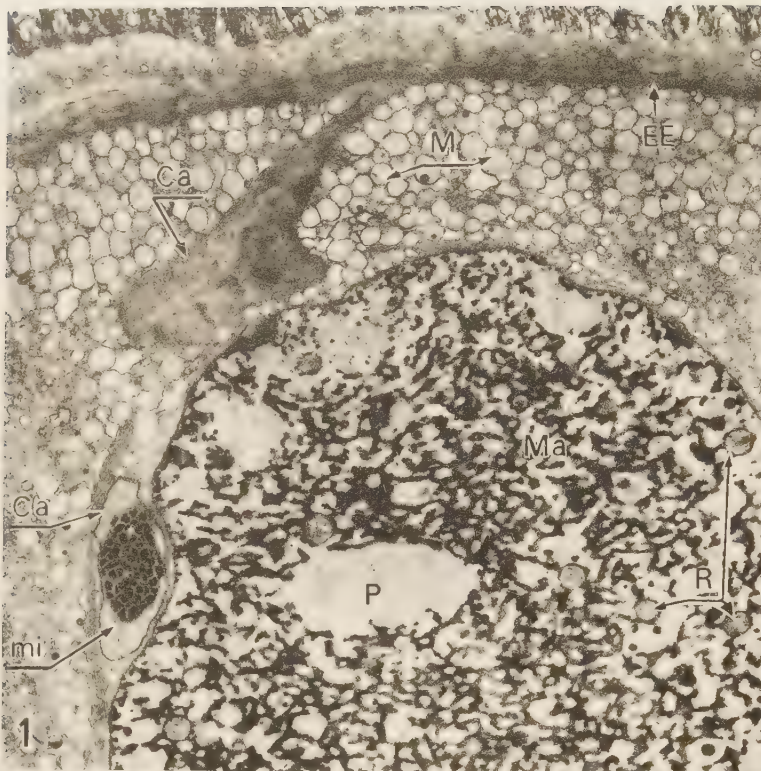


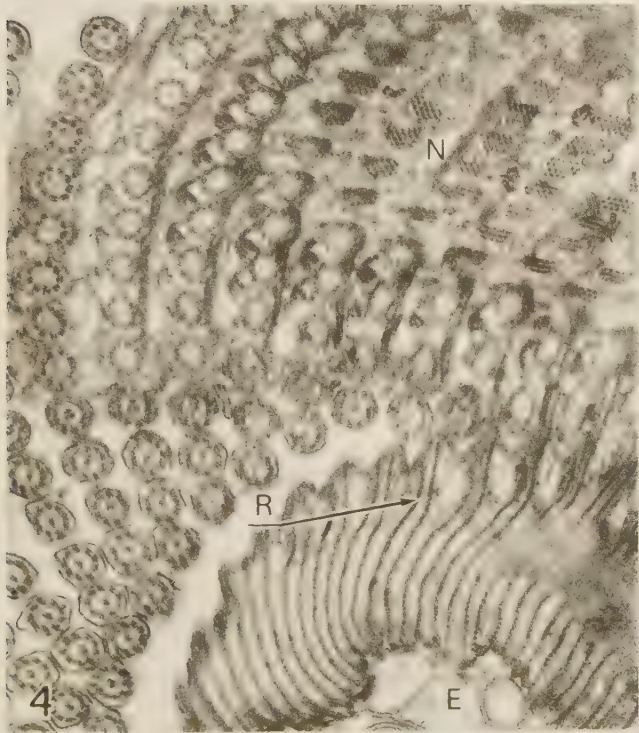
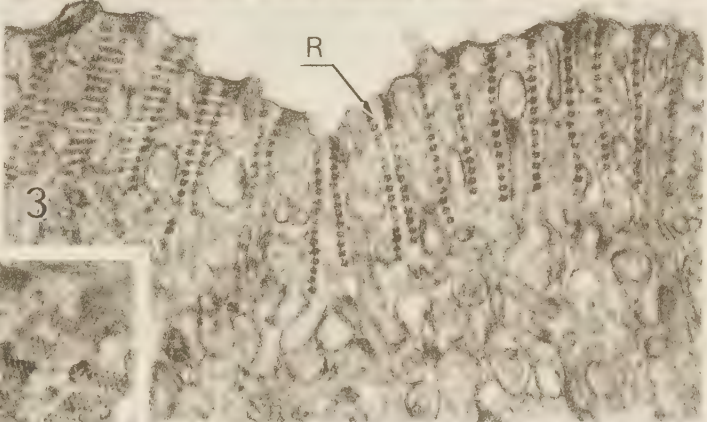
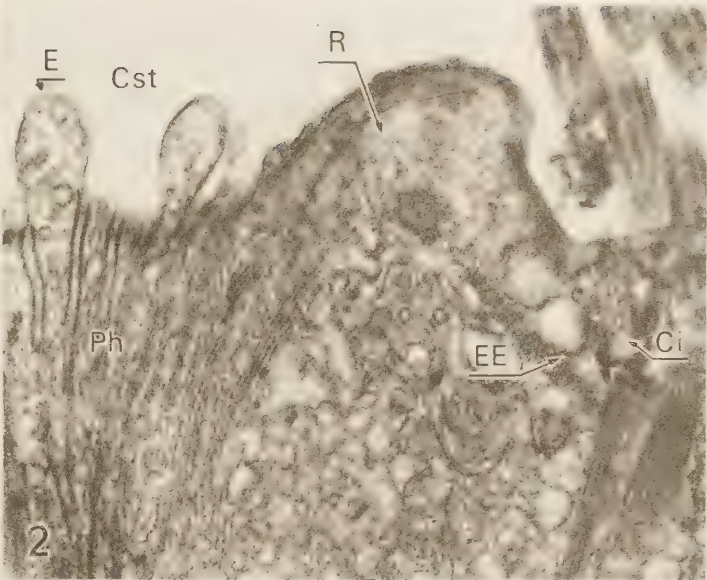


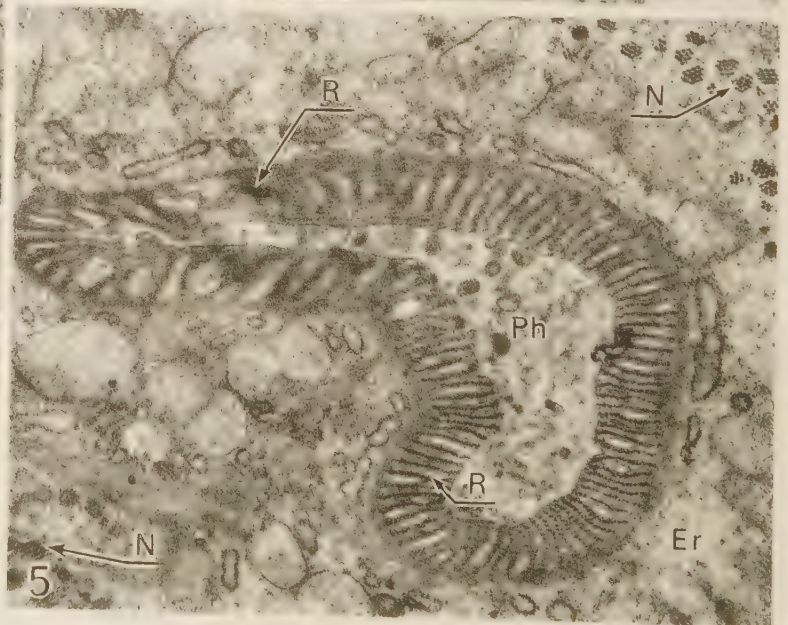
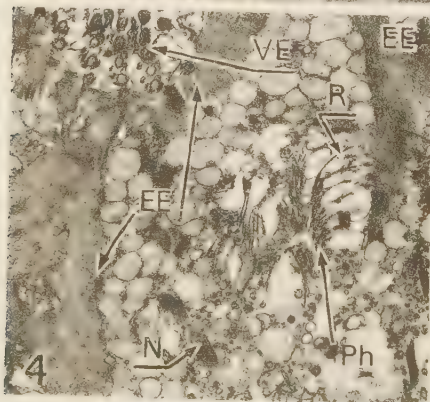
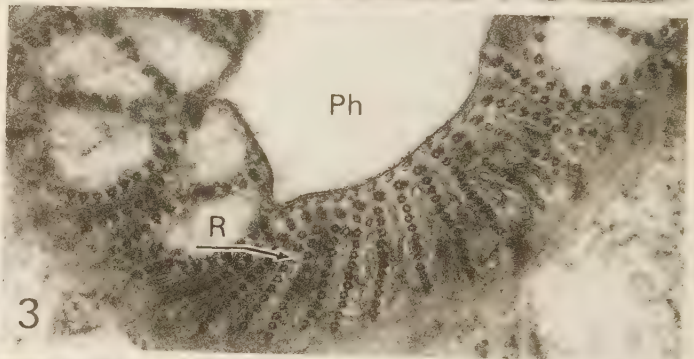
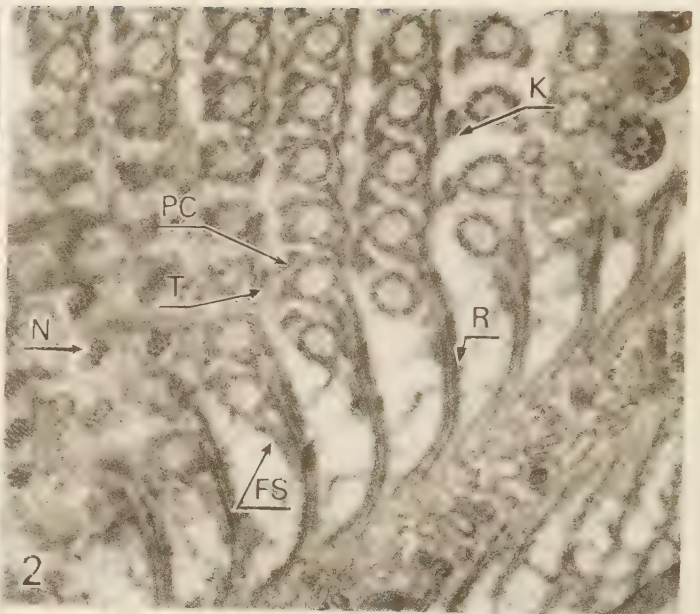
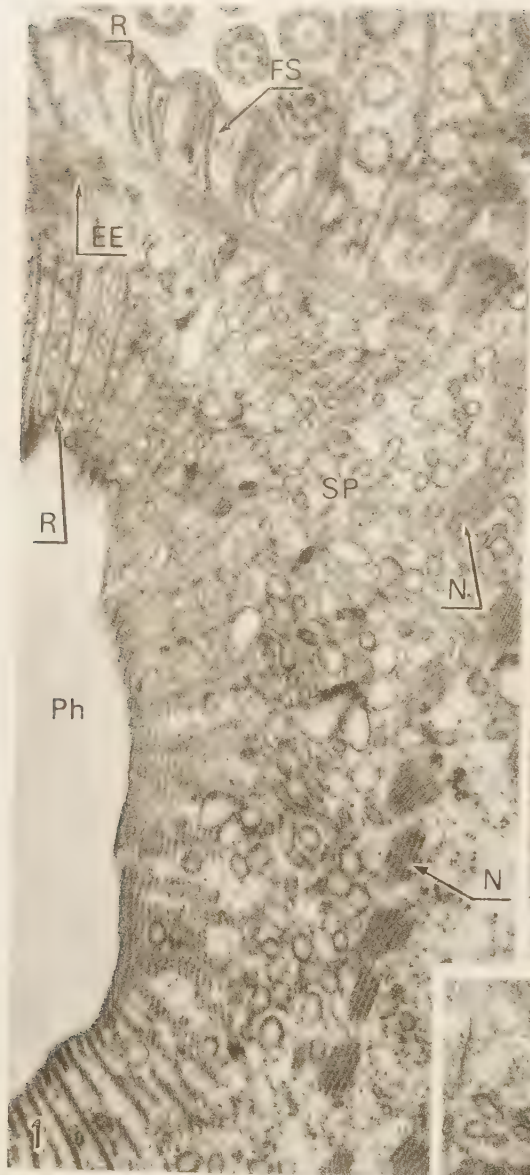


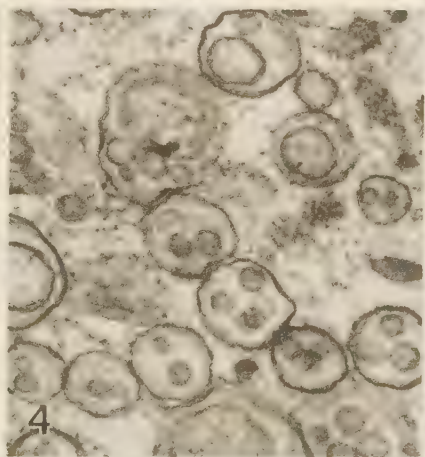
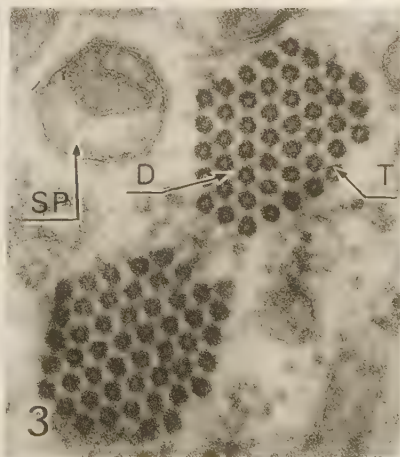
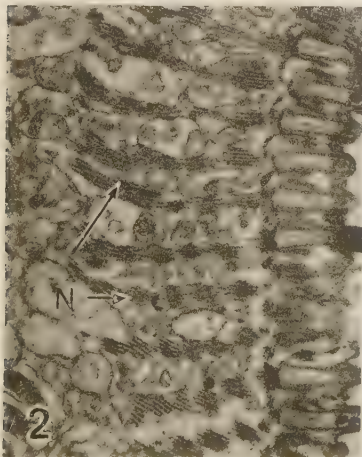


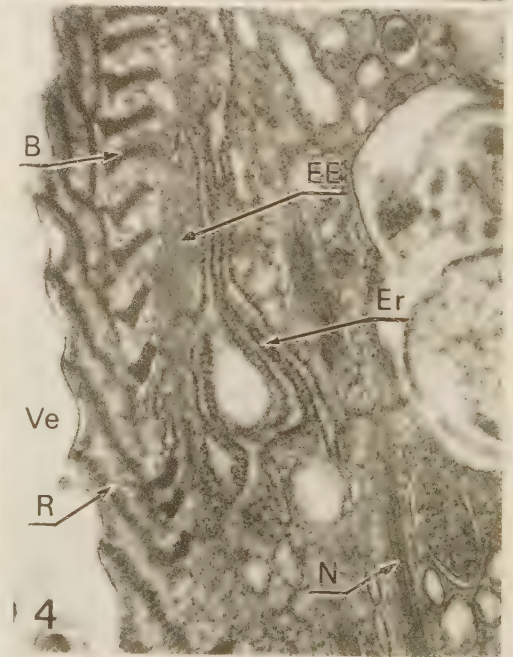
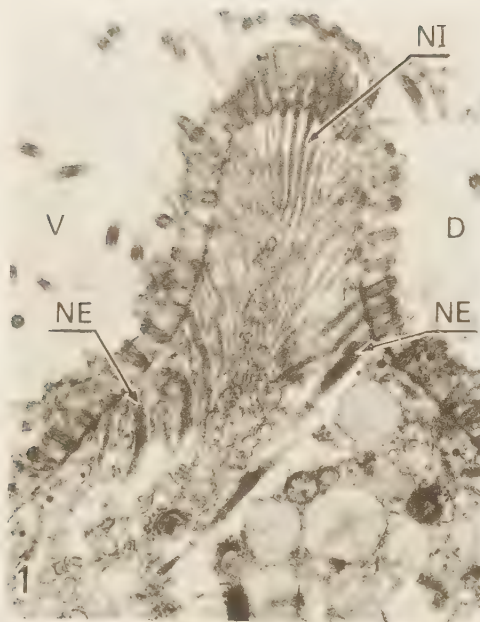


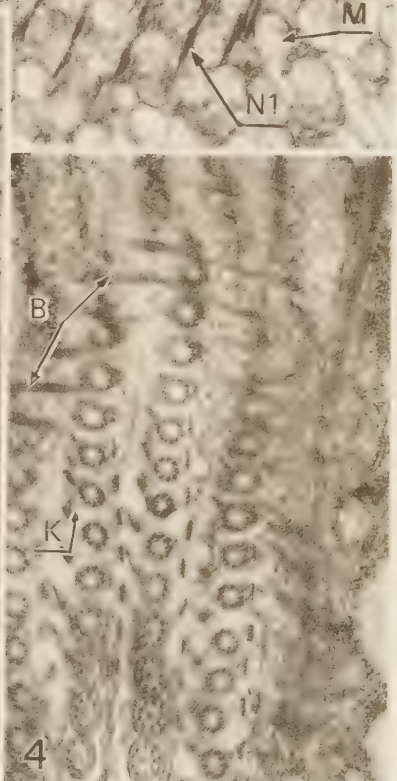
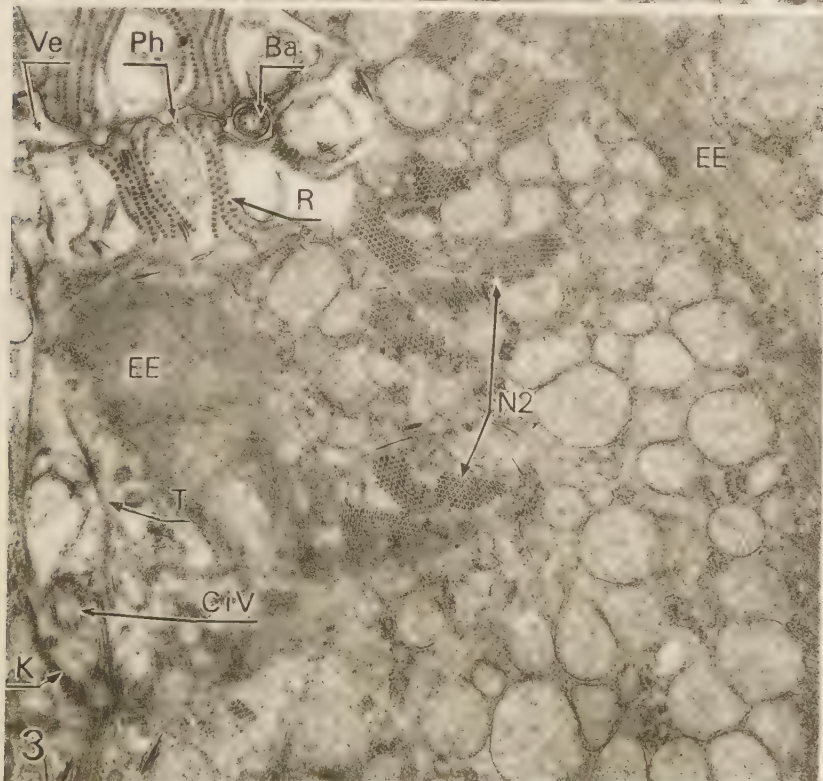
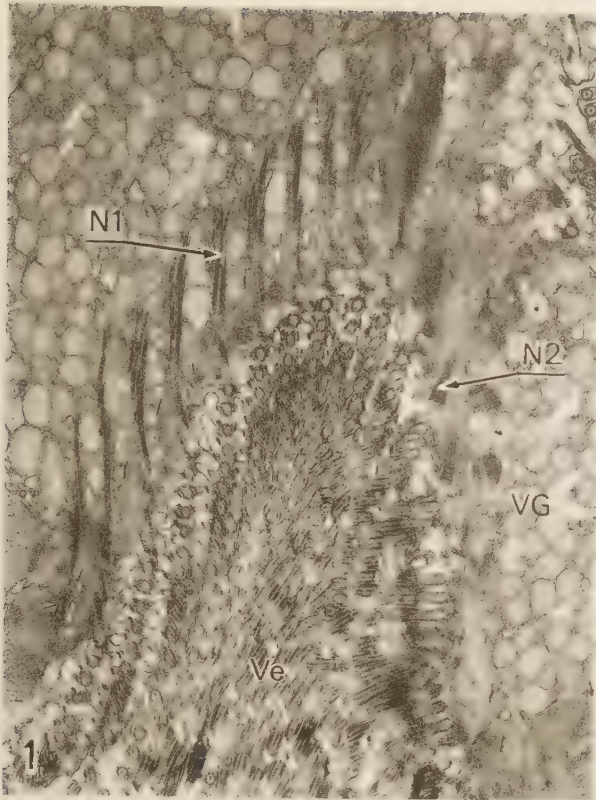


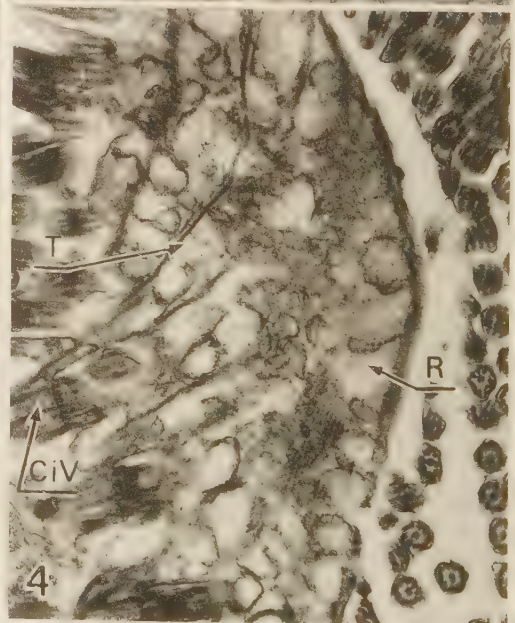
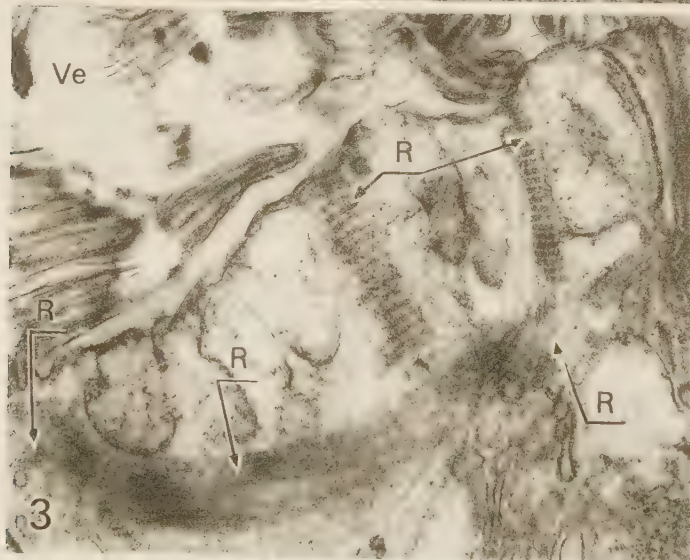
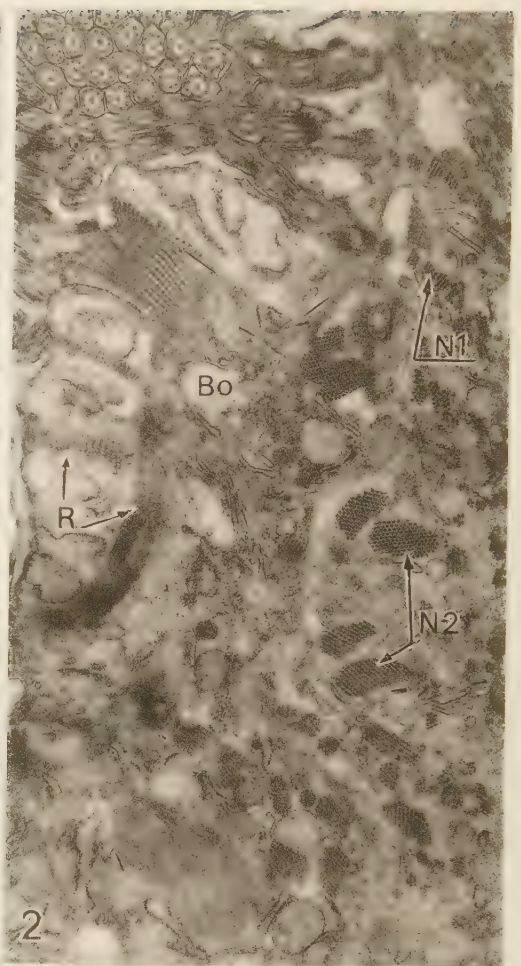
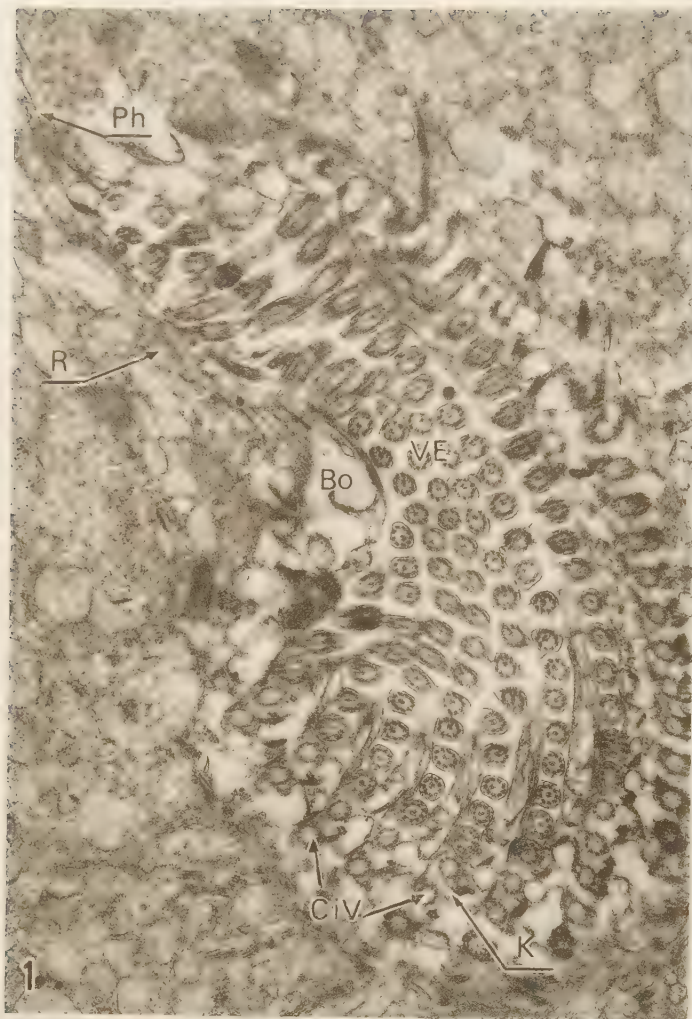


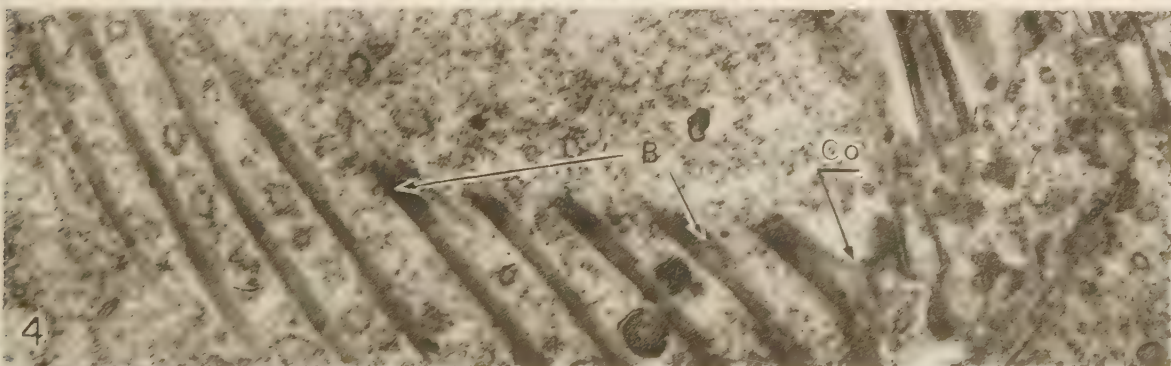
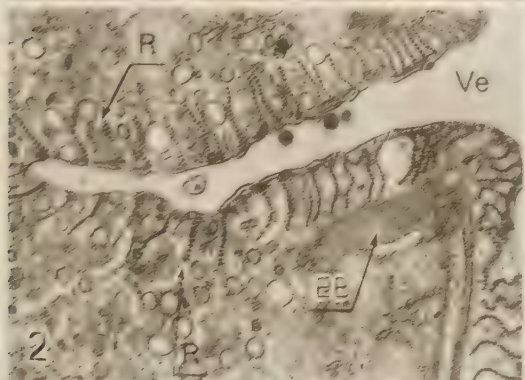
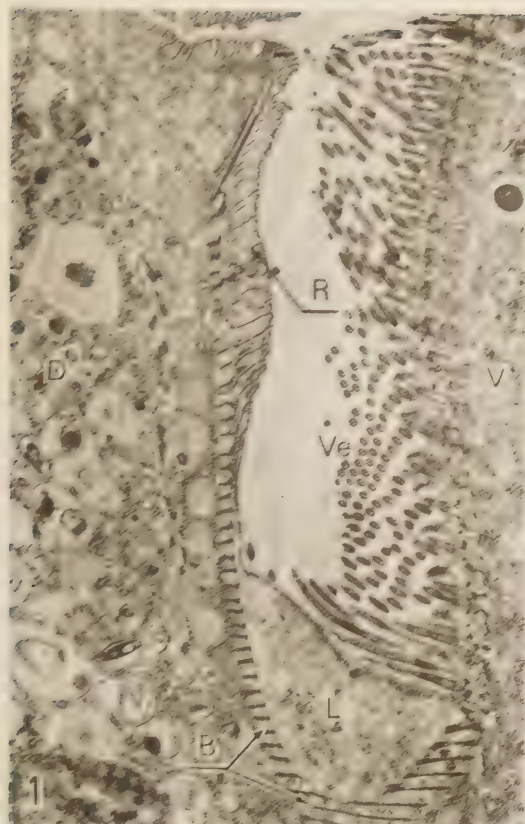


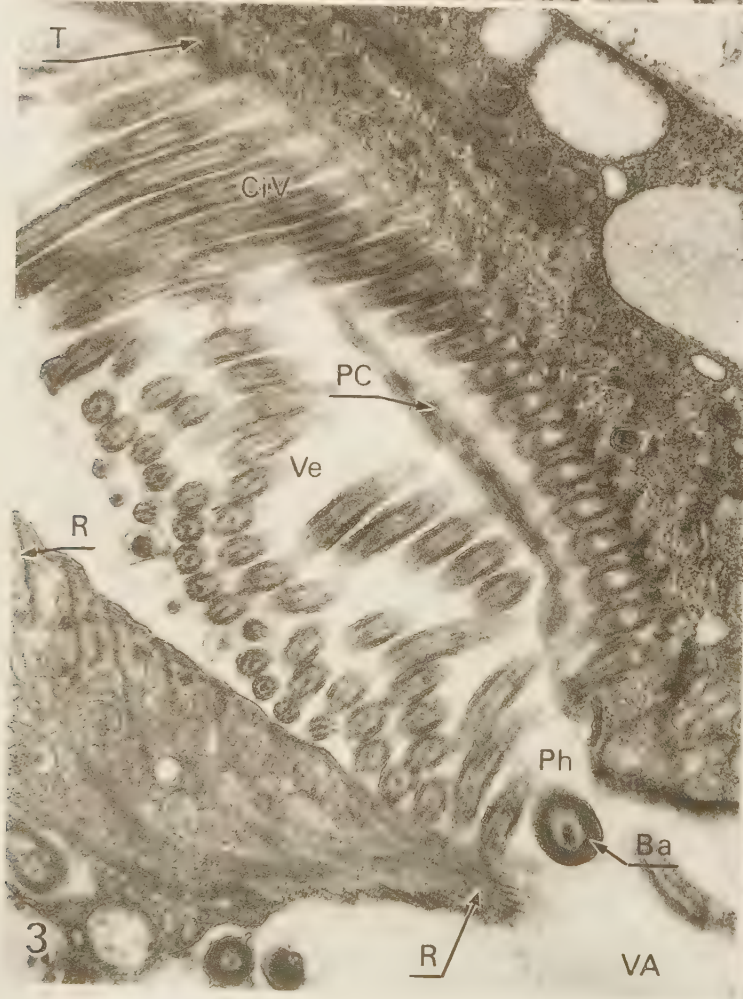
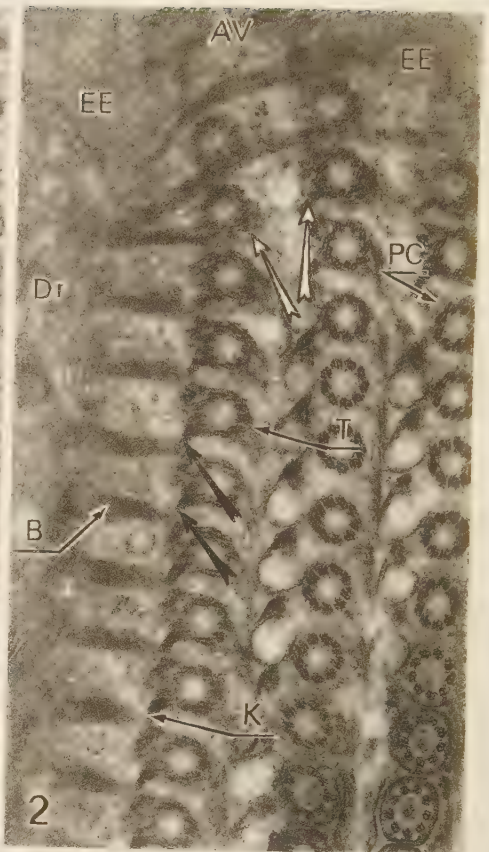
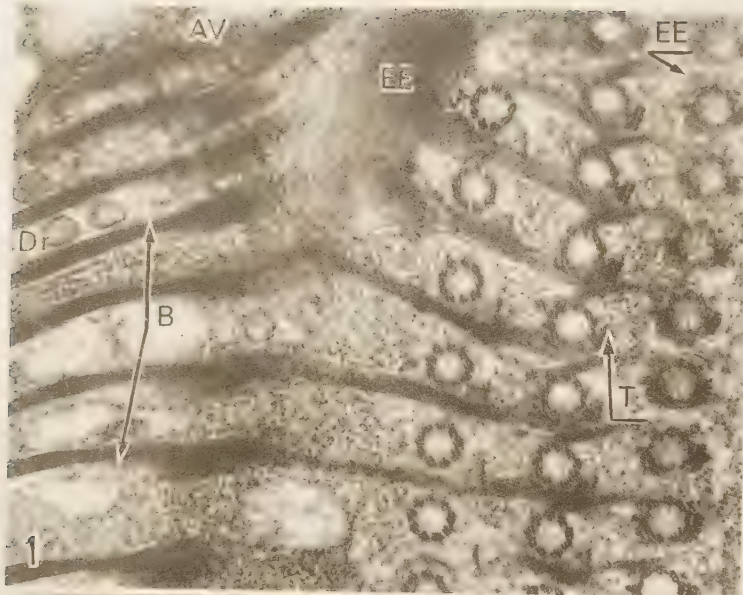


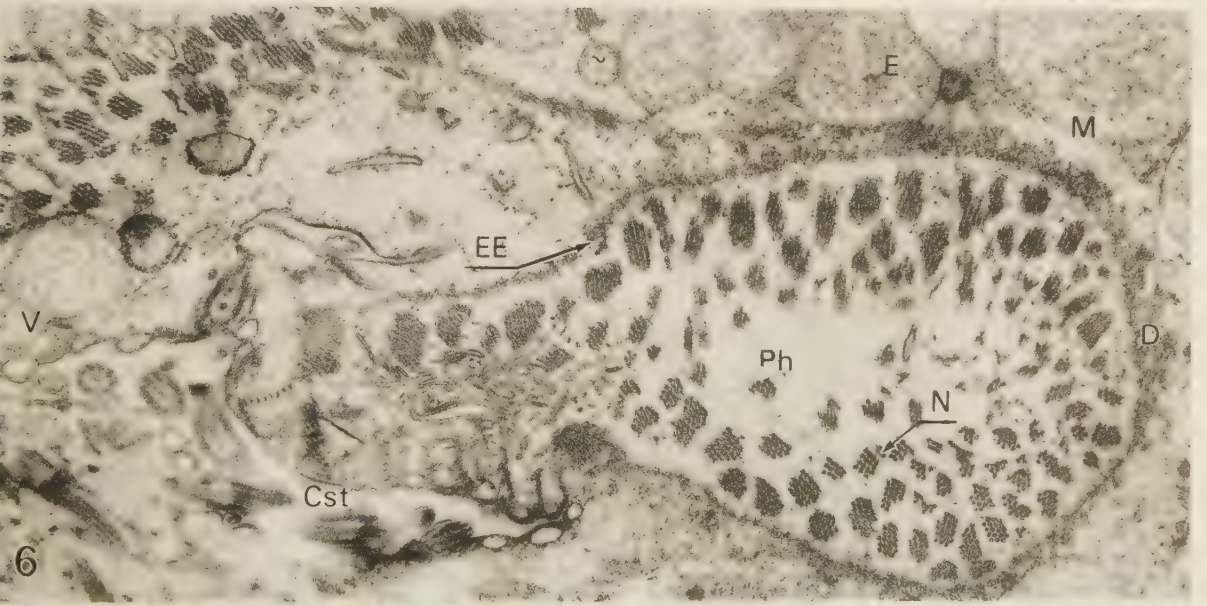
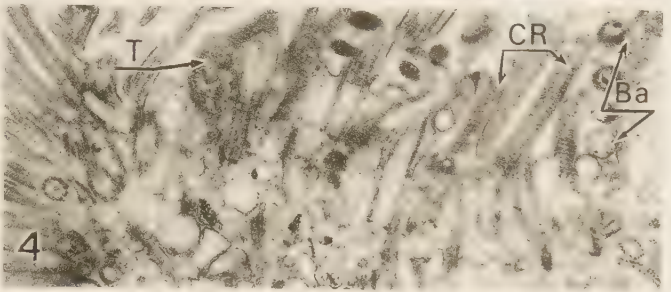
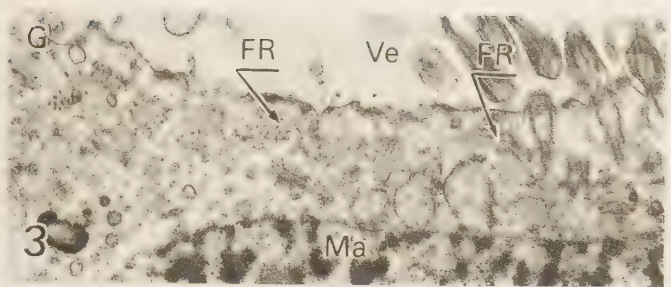
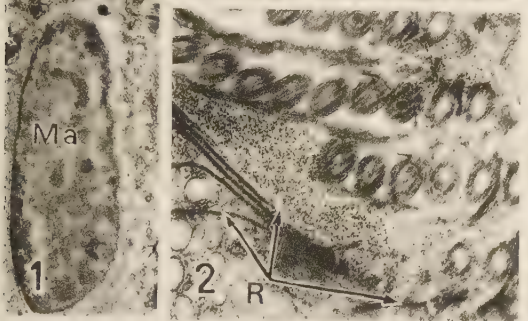
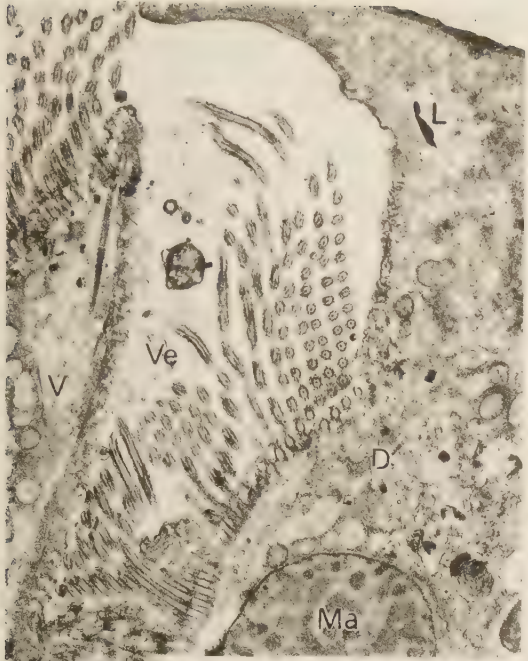


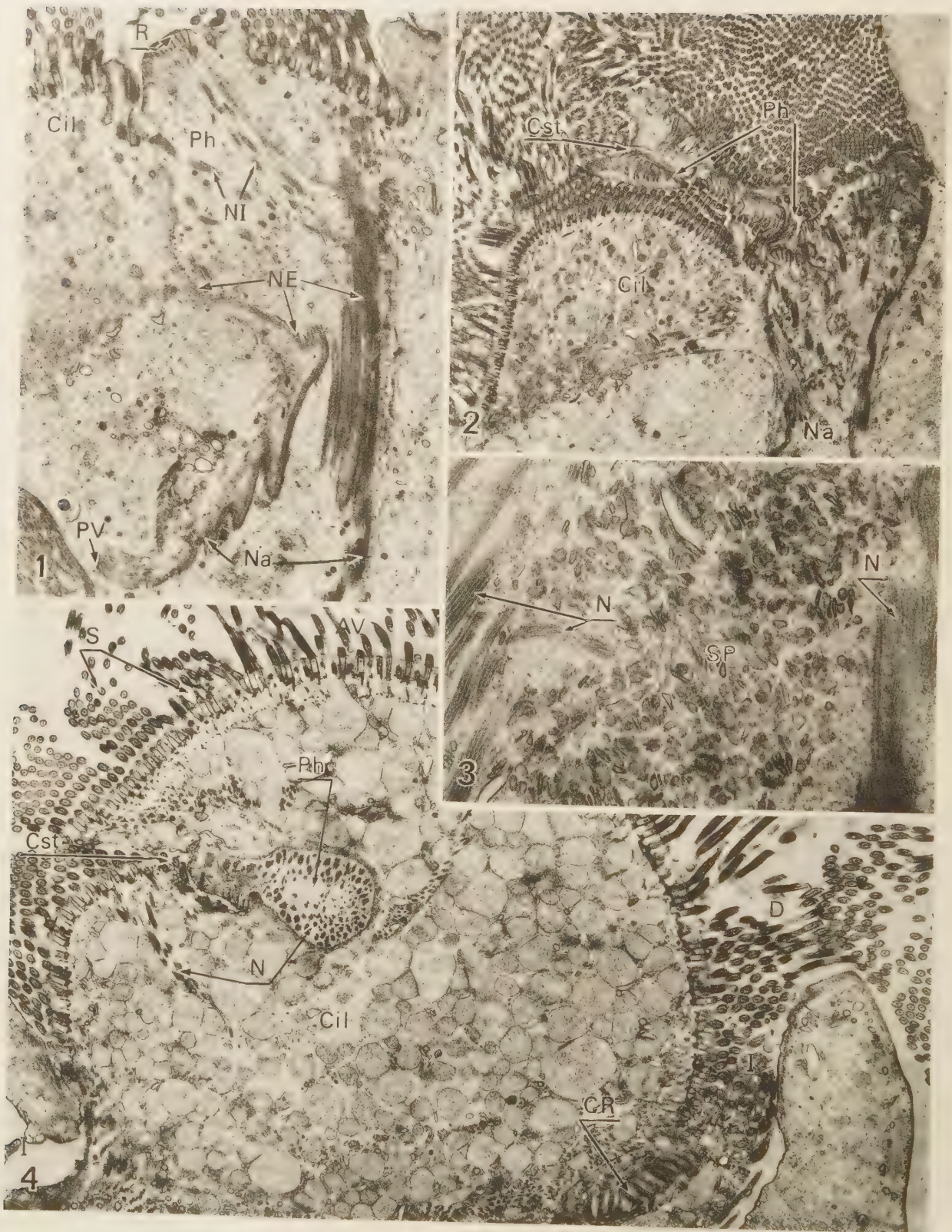


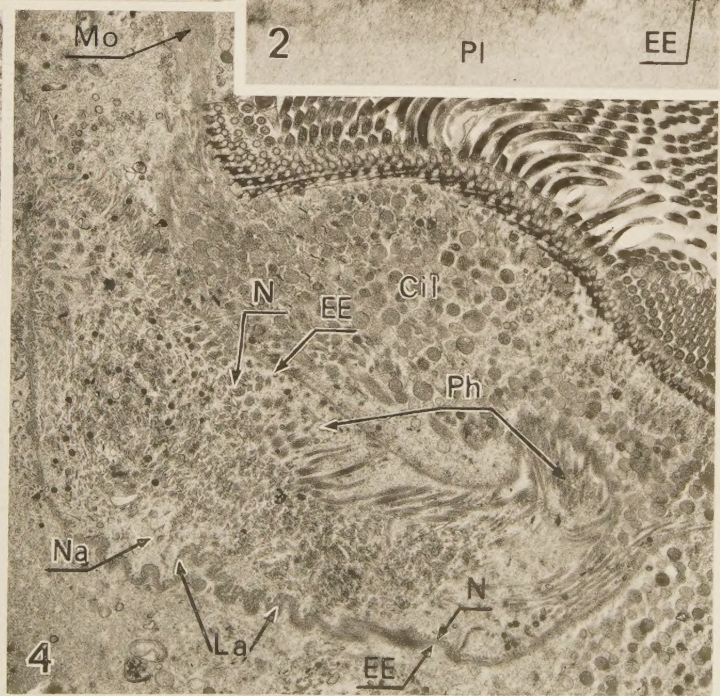
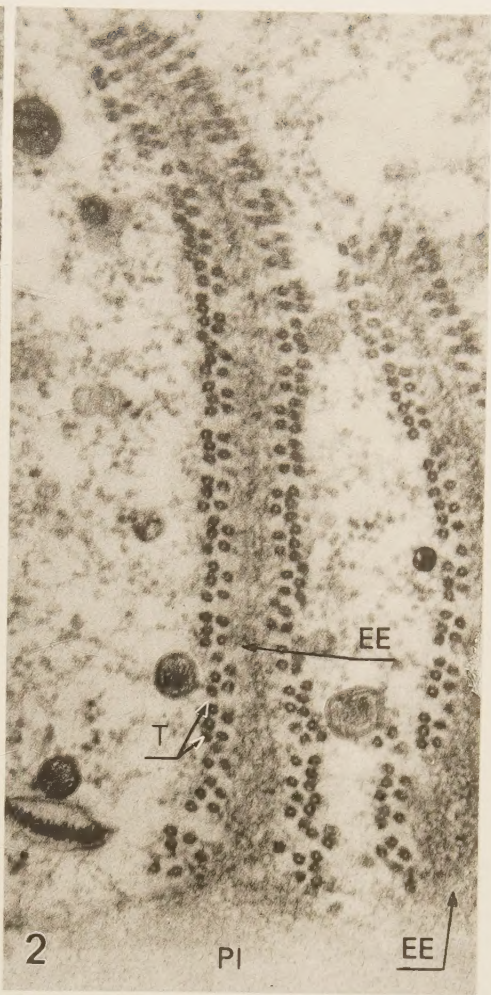












ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN AVRIL 1966
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE LOUIS-JEAN, A GAP
POUR LA TYPOGRAPHIE
ET PAR
LES ATELIERS D'IMPRESSIONS D'ART
JEAN BRUNISSEN, A PARIS
POUR LES PLANCHES HORS-TEXTE
EN PHOTOTYPIE

